geodiversitas

1997 • 19 (4)

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

geodiversitas fait suite,
avec la même tomaison, au Bulletin du
Muséum national d'Histoire naturelle,
4e série, section C, Sciences de la Terre.

Abonnements pour l'année 1997 (prix HT)
Annual subscription rates 1997 (excluding VAT)

Abonnement général / *General subscription* : 1800 FF
zoosystema : 800 FF
adansonia : 500 FF
geodiversitas : 800 FF

geodiversitas peut être obtenu par voie d'échange.
Pour toutes informations s'adresser à :
geodiversitas *may be obtained on an exchange basis. For further information please write to :*

Service des périodiques et des échanges de la
Bibliothèque centrale du Muséum national
d'Histoire naturelle
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (33) 01 40 79 36 41
Fax : (33) 01 40 79 36 56

geodiversitas

Éditions scientifiques du Muséum, Paris

Microstructures des zones calcitiques et aragonitiques des rostres de *Goniocamax* (Cephalopoda, Belemnitida), du Turonien de Sibérie du Nord

Igor S. BARSKOV
Laboratory of Cephalopods, Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow V-321, 117647 (Russia)

Serguei I. KIYASHKO
Institute of Marine Biology, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041 (Russia)

Yannicke DAUPHIN & Alain DENIS
Laboratoire de Paléontologie, URA 723, Bât. 504, Université Paris XI, F-91405 Orsay cedex (France)

Barskov I. S., Kiyashko S. I., Dauphin Y. & Denis A. 1997. — Microstructures des zones calcitiques et aragonitiques des rostres de *Goniocamax* (Cephalopoda, Belemnitida), du Turonien de Sibérie du Nord. *Geodiversitas* 19 (4) : 669-680.

RÉSUMÉ
Des rostres de Belemnitida *Goniocamax* du Crétacé supérieur de Sibérie ont une composition mixte : la partie antérieure est aragonitique, la partie postérieure calcitique. Les microstructures sont mieux préservées dans les zones aragonitiques, mais la comparaison avec d'autres mollusques du même site montre que l'aragonite n'est pas exempte de diagenèse. D'un point de vue phylétique, il apparaît que les Belemnitida pouvaient mettre en place de l'aragonite dans leur rostre, comme les Sepiida et les Aulacocerida. Comme ces derniers, certaines zones présentent une structure complexe avec des secteurs radiaires. Le rostre des Belemnitida et le telum des Sepiida semblent donc homologues.

MOTS CLÉS
Cephalopoda,
Coleoidea,
microstructures,
rostres.

ABSTRACT
The posterior part of the rostra of *Goniocamax* (Belemnitida, Late Cretaceous, Siberia) is calcitic, the anterior part being aragonitic. Microstructures are best preserved in the aragonitic part of the rostra, but examination of other Molluscan shells from the same site shows that the aragonite is slightly altered by diagenetic changes. *Goniocamax* shows a complex structure with sectors in the aragonitic part, similar to those observed in Triassic *Aulacoceras* and Tertiary *Belopterina*. Thus the calcitic rostrum of Belemnitida and the aragonitic telum of Sepiida seem to be homologous.

KEY WORDS
Cephalopoda,
Coleoidea,
microstructures,
rostra.

INTRODUCTION

L'identification des homologies des différentes parties des coquilles des céphalopodes, caractère essentiel pour la phylogénie du groupe, a d'abord été fondée sur des critères comme les positions relatives des divers éléments (rostre, cloisons...), et leur morphologie. Puis ont été prises en compte la microstructure et la minéralogie. Il était alors admis qu'à l'exception des rostres de Belemnitida, tous les éléments coquilliers des céphalopodes actuels et fossiles étaient initialement aragonitiques. La nature minéralogique du rostre demeure très importante puisqu'une étude bibliographique montre que toutes les bélemnites dont le rostre contient de l'aragonite ont été exclues des Belemnitida, et que des ordres particuliers ont été créés pour ces taxons (Makowski 1952 ; Engeser & Reitner 1981, 1983 ; Reitner & Engeser 1982). Dans une seconde phase, l'hypothèse a été avancée que les rostres embryonaires et/ou juvéniles étaient en aragonite primaire, et les rostres adultes en calcite primaire (Bandel *et al.* 1984 ; Bandel & Kulicki 1988).

La description de rostres d'Aulacocerida calcitiques ou aragonitiques par Jeletzky (1966) n'a pas modifié cette conception puisque ces taxons ont été classés, notamment à cause de cette particularité minéralogique, dans un ordre séparé : les Aulacocerida. Cette conception d'un rostre en calcite primaire chez les « vraies » bélemnites, et d'un telum en aragonite primaire chez les Sepiida a conduit à considérer que ce « rostre » était apparu à plusieurs reprises au cours de l'évolution. Ceci ne représente d'ailleurs qu'une partie du problème posé par la reconnaissance des homologies entre les éléments coquillers des céphalopodes à coquille interne et ceux à coquille externe (*cf.* Dauphin 1984 : tableau 1).

L'hypothèse de l'origine primaire de la calcite des rostres repose notamment sur l'affirmation qu'une diagenèse aragonite-calcite détruit obligatoirement les structures initiales. Cependant, des cas de tests dont la microstructure est identifiable malgré des modifications minéralogiques sont connus dans divers groupes zoologiques (Grandjean *et al.* 1964 ; Land 1967 ; Voss-Foucart & Grégoire 1971). À l'inverse, une minéralogie stable ne garantit pas l'absence de modifications microstructurales (Srivastava 1975 ; Buchardt & Weiner 1981).

Un examen détaillé de la structure de rostres de divers Aulacocerida triasiques, certains aragonitiques, d'autres calcitiques, a confirmé que la diagenèse aragonite-calcite ne détruisait pas toutes les structures (Dauphin & Cuif 1980 ; Dauphin 1982, 1988). Un exemple similaire a été observé chez des *Belopterina* (Dauphin 1986a, 1988). Cependant, dans ces deux exemples, les rostres étaient soit aragonitiques, soit calcitiques. En outre, les aulacoceridés ne sont pas, selon certains auteurs (Jeletzky 1966), de « vraies » bélemnites (Belemnitida), et les *Belopterina* sont des Sepiida.

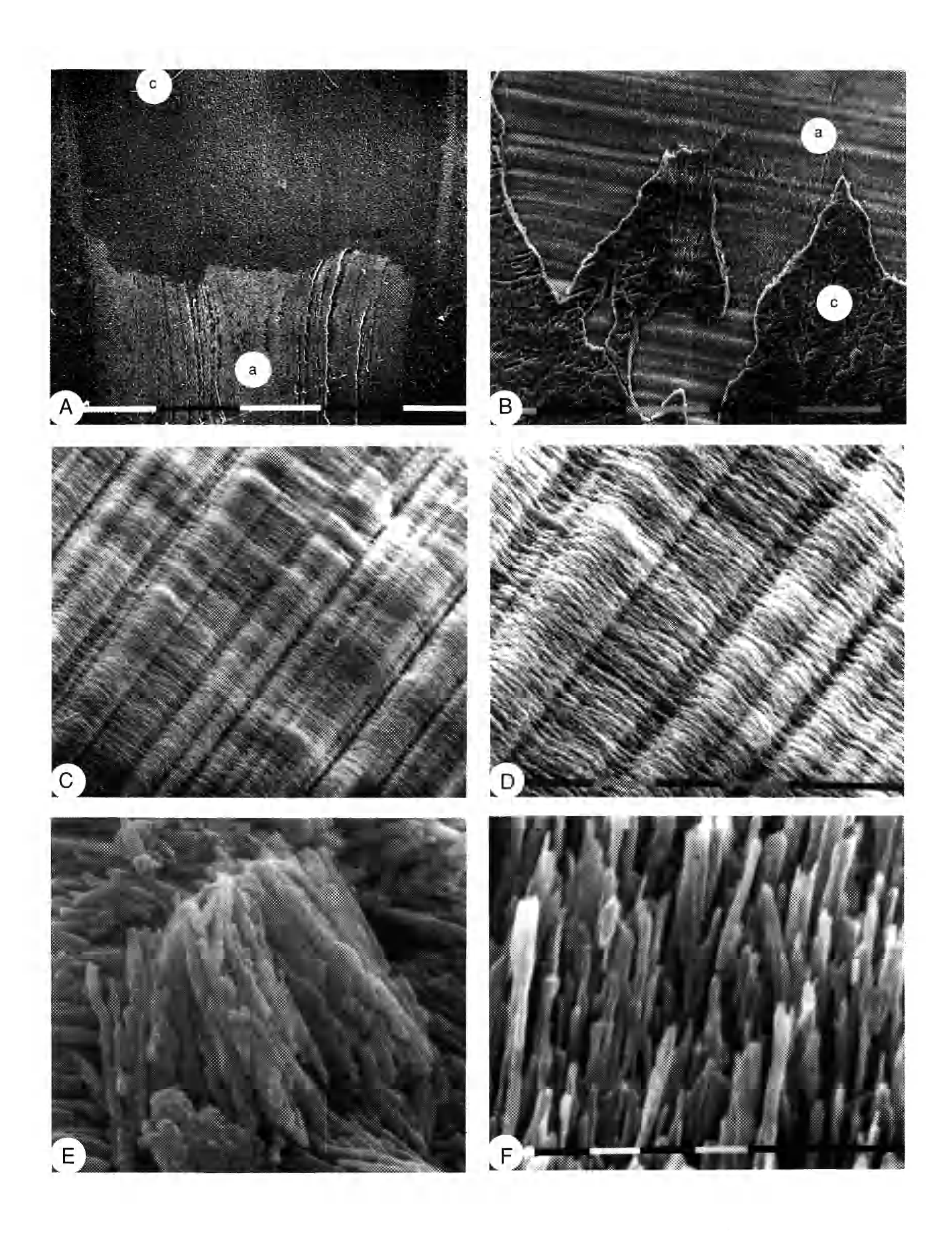
Les niveaux crétacés du nord de la Sibérie ont livré de « vraies » bélemnites dont une partie du rostre est aragonitique, l'autre étant calcitique. L'analyse microstructurale étant fondamentale dans la détermination de la composition initiale des coquilles, différents spécimens de bélemnites et d'autres mollusques en provenance du site sibérien sont étudiés de ce point de vue.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

Les nodules contiennent des bélemnites (*Goniocamax*), mais aussi d'autres fragments de mollusques, les plus abondants étant des inocerames, des tests de gastéropodes et d'ammonites (*Placenticeras*, *Scaphites*) (Teys *et al.* 1978 ; Naydin *et al.* 1987).

La composition minéralogique des rostres de *Goniocamax* et des autres mollusques a été déterminée aux RX (Teys *et al.* 1978 ; Naydin *et al.* 1987). Les parties antérieures du rostre sont ara-

FIG. 1. — Structure du rostre de *Goniocamax*. **A**, coupe longitudinale polie montrant la zone aragonitique (a) avec les stries de croissance conservées, et la zone calcitique (**c**) avec un diamètre supérieur. Acide acétique 5 %, 15 s. Échelle : × 14. **B**, coupe transversale polie montrant une zone de « passage » aragonite (a)-calcite (**c**). Les stries de croissance sont visibles dans la zone aragonitique. H_3PO_4 10 %. Échelle : × 143. **C**, coupe transversale, couches de croissance dans une zone aragonitique. Même spécimen que **B**. H_3PO_4 10 %, 5 s. Échelle : × 545. **D**, détail de la précédente. Échelle : × 1090. **E**, coupe longitudinale de la partie postérieure, détail de la morphologie des fibres d'aragonite, peu solidaires les unes des autres. Même spécimen que **A**. Échelle : × 8000. **F**, autre aspect des fibres aragonitiques du rostre. Même spécimen que **B**. H_3PO_4 10 %, 5 s. Échelle : × 8800.


c
a
A
a
c
B
C
D
E
F

gonitiques, les parties postérieures étant translucides et calcitiques.
D'après leur composition isotopique en ^{18}O, les fossiles de ce site peuvent être séparés en deux groupes : les bélemnites et les bivalves (sauf les inocérames) ont les valeurs les plus élevées, les gastéropodes et les inocérames étant appauvris (Teys *et al.* 1978). Les valeurs du $\delta^{13}C$ des inocérames, des *Placenticeras* et des bélemnites sont généralement positives. Chez *Goniocamax*, les compositions des zones calcitiques et aragonitiques diffèrent en ce qui concerne le ^{13}C, mais sont similaires pour le ^{18}O. La calcite de remplissage des loges des coquilles d'ammonites du même site, dont l'aspect est similaire à celui de la calcite des rostres de *Goniocamax*, a des valeurs isotopiques très différentes pour le ^{13}C (Naydin *et al.* 1986, 1987). Les zones calcitiques ont des valeurs ^{13}C intermédiaires entre l'aragonite des rostres et la calcite secondaire de remplissage des loges d'ammonites (Naydin *et al.* 1987).

MATÉRIELS ET MÉTHODES D'ÉTUDE

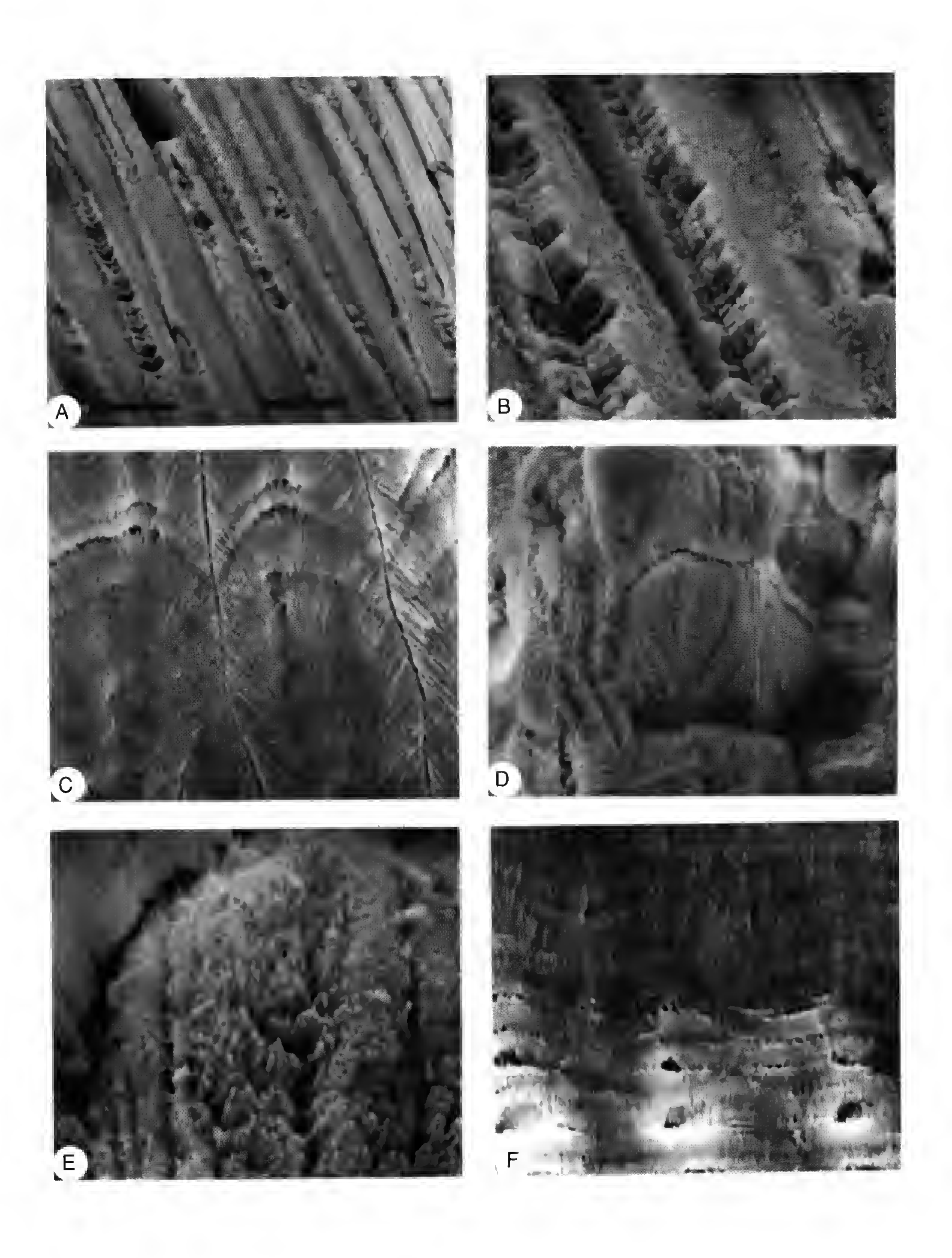
Matériel

Les bélemnites attribuées au genre *Goniocamax*, proviennent de nodules calcaires du Turonien de la Sibérie du Nord (rivière Piasina, péninsule du Taymyr occidental, Teys *et al.* 1978). Cinq fragments, dont un comporte le phragmocône, ont été étudiés. Ces fragments sont de faibles dimensions puisque le diamètre maximal est inférieur à 1 cm, et la longueur maximale disponible pour les observations n'atteint que 2 cm.
La validité du genre *Goniocamax* a été contestée par certains auteurs (Ernst & Schulz 1974 ; Christensen 1982). Les spécimens étudiés, déjà sciés en deux parties (l'une d'elles ayant été utilisée pour des études isotopiques, *cf.* Travaux antérieurs), sont enrobés dans le sédiment. Compte tenu de leur petite taille et de leur fragilité, ils n'ont pu être dégagés de la gangue afin d'observer la morphologie externe du rostre. Ces échantillons ne permettent donc pas d'observer les paramètres nécessaires à une étude morphologique détaillée qui pourrait être à la base d'une discussion systématique : ornementation externe (présence et disposition de sillons sur le rostre), forme de l'alvéole, aplatissement de l'alvéole... Aucune donnée nouvelle ne pouvant être apportée en faveur de l'une ou l'autre proposition systématique existante, le terme *Goniocamax* sera utilisé dans ce texte, afin de respecter une certaine homogénéité avec les travaux déjà publiés sur les bélemnites de ce site attribuées à ce « genre ».

Méthodes d'étude

Des sections longitudinales ont été polies avec des pâtes diamantées de plus en plus fines. Le traitement mettant en évidence les microstructures a été modulé selon les spécimens. En effet, les comportements de la calcite et de l'aragonite biogéniques pendant une attaque acide diffèrent. Par exemple, sur une coquille comportant une couche prismatique calcitique et une couche nacrée aragonitique, il est nécessaire de faire deux préparations successives pour observer convenablement l'ultrastructure des deux couches. La nacre est trop attaquée lorsque les structures prismatiques apparaissent clairement ; à l'inverse, les structures calcitiques ne sont pas assez attaquées lorsque la nacre est bien préparée. Dans la mesure où les zones calcitiques et aragonitiques des rostres étaient identifiables après le polissage, les surfaces polies ont été attaquées au H_3PO_4 dilué à 10 % ou à l'acide formique à 5 % pour des durées de 5 à 20 secondes pour les zones aragonitiques, de 35 à 60 secondes pour les zones calcitiques. Les autres mollusques ont été étudiés sur des fractures ou des surfaces naturelles, sans polissage. Afin de rafraîchir et de nettoyer les surfaces, une très faible attaque acide (acide for-

Fig. 2. — Structure du rostre de *Goniocamax*. **A**, cassure longitudinale d'une zone aragonitique montrant les secteurs longitudinaux régulièrement parallèles. Acide formique 5 %, 15 s. Échelle : × 143. **B**, détail de la précédente, montrant l'affrontement des fibres le long des limites des secteurs longitudinaux. Échelle : × 570. **C**, coupe transversale polie montrant les stries de croissance curvilignes et la disposition radiaire des fibres dans un secteur. Comparer avec Dauphin & Cuif (1980 : pl. 2 fig. 7, pl. 9 figs 2, 3). Même spécimen que **A**. Échelle : × 545. **D**, cassure tangentielle à la surface du rostre dans la zone des secteurs longitudinaux. Ceux-ci sont composés d'éléments plus petits. Comparer avec Dauphin (1986 : fig. 4). Même spécimen que **A**. Échelle : × 525. **E**, détail de la précédente. Échelle : × 2110. **F**, coupe transversale montrant la disparition progressive des secteurs. Acide formique 5 %, 5 s. Échelle : × 570.


A
B
C
D
E
F

mique 1 %, 20 secondes) a été réalisée. Les échantillons ont été métallisés à l'or palladium, et observés au microscope électronique à balayage SEM 505 Philips (URA 723 du CNRS).

OBSERVATIONS : *Goniocamax*

Sur une coupe longitudinale donnée, la zone calcitique du rostre a un diamètre supérieur à celui de la zone aragonitique (Fig. 1A). La zone calcitique est toujours postérieure, la zone aragonitique, antérieure, mais la limite est brutale, souvent perpendiculaire à l'axe longitudinal. Elle ne suit pas les lignes de croissance du rostre. Ces lignes de croissance, généralement visibles dans la zone aragonitique, disparaissent le plus souvent dans la zone calcitique (Fig. 1A, B).

Les zones aragonitiques

Les zones de croissance des parties aragonitiques ont des épaisseurs variables (Fig. 1C, D). Elles sont marquées par des alternances de couches en creux et en relief, celles-ci étant souvent plus épaisses. Une couche épaisse peut d'ailleurs se subdiviser. Aucune couche calcitique intermédiaire n'apparaît. Les fibres aragonitiques sont fines (diamètre inférieur à 0,50 µm, Fig. 1E, F).
L'un des fragments comporte la zone alvéolaire dépourvue de phragmocône. La surface interne du rostre, aragonitique, est donc visible. Cette surface est ondulée et divisée en bandes longitudinales régulières (Fig. 2A, B). En coupe transversale, ces bandes forment des secteurs (Fig. 2C), dans lesquels les lignes de croissance curvilignes sont visibles. L'abrasion de la surface externe d'une bande parallèlement à l'axe longitudinal du rostre montre que ces bandes se subdivisent (Fig. 2D, E).
L'épaisseur de la zone à secteurs est difficile à préciser, à cause des changements d'aspect entre les zones calcitiques et les zones aragonitiques. Toutefois, le décapage naturel des couches internes du rostre autour de la zone alvéolaire montre que ces secteurs s'atténuent progressivement et qu'ils n'atteignent pas la périphérie. Cette transition n'est cependant pas toujours régulière (Figs 2F, 3A, B), comme le montrent certaines coupes transversales dans la zone alvéolaire.

Les zones calcitiques

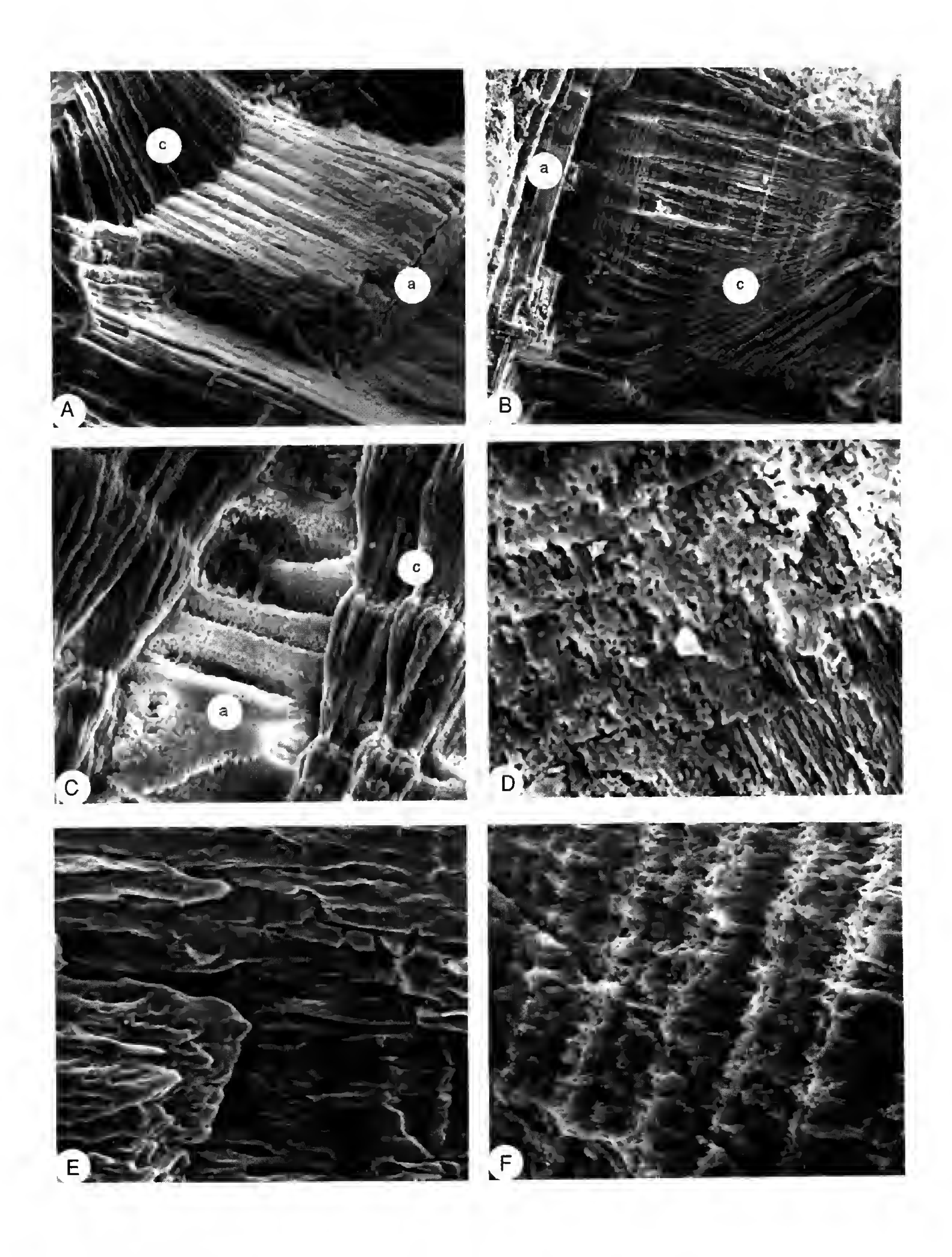
Le passage aragonite-calcite est toujours brutal (Figs 1A, B, 3A-C) et de géométrie variable. On n'observe pas de structure calcitique qui aurait conservé une structure en secteurs. La calcite apparaît généralement juxtaposée, plaquée sur l'aragonite (Fig. 3C, D), sans transition, et la limite ne suit pas une structure biologique (les lignes de croissance par exemple).
Les stries de croissance tendent à disparaître dans les zones calcitiques (Fig. 3E), mais elles subsistent parfois (Fig. 3F). Par contre, les mâcles deviennent visibles. Les prismes calcitiques sont beaucoup plus gros que les prismes aragonitiques, y compris dans les zones où les stries de croissance sont conservées, et leur aspect est similaire à celui des rostres des bélemnites entièrement calcitiques (Fig. 3E).

Autres mollusques

Inocérames

Seule la couche nacrée des inocérames a pu être observée, la couche prismatique externe étant totalement absente. La structure de la nacre est plus aisément identifiable en coupe verticale que sur les surfaces tangentielles. Son état de conservation varie beaucoup à l'intérieur d'un spécimen donné. Les tablettes de nacre sont localement traversées par une couche prismatique d'une épaisseur d'environ 35 µm. Cette couche prismatique présente des zones dans lesquelles des cristaux assez fins coexistent avec des cristaux de forme irrégulière, manifestement recristallisés. La nacre située de part et d'autre de cette couche prismatique (myostracum ?) est assez mal conservée (Fig. 4A).

FIG. 3. — Structure du rostre de *Goniocamax*. **A**, cassure du rostre montrant une zone aragonitique avec des secteurs longitudinaux (**a**) et une zone probablement calcitique (**c**). Même spécimen que figure 2F. Échelle : × 75. **B**, zone sans secteurs (calcitique ? **c**) avec des lignes de croissance conservées, s'appuyant sur une zone aragonitique (**a**). H_3PO_4 10 %, entre 7 et 25 s. Échelle : × 40. **C**, cassure montrant un autre type de relation topographique entre les zones calcitiques (**c**) et aragonitiques (**a**), ainsi que leurs différences microstructurales. Même spécimen que **B**. Échelle : × 340. **D**, coupe transversale montrant la calcite sans stries de croissance recouvrant les fibres aragonitiques. Même spécimen que figure 2F. Échelle : × 230. **E**, coupe transversale montrant de gros prismes calcitiques dont l'aspect est similaire à ceux des rostres de bélemnites entièrement calcitiques. Même spécimen que figure 1B. Échelle : × 285. **F**, zone calcitique dans laquelle les stries de croissance sont conservées. Détail de **B**. Échelle : × 610.


c
a
A
a
c
B
c
a
C
D
E
F

Gastéropodes

Les gastéropodes sont très altérés, et une grande épaisseur de la coquille a été détruite. Localement, la structure lamellaire croisée aragonitique est identifiable, bien que nettement diagénisée. Les unités de premier et de deuxième ordre sont parfois conservées (Fig. 4B), mais les cristaux composant ces unités sont disjoints et ont perdu leur orientation régulière initiale (Fig. 4C). Aucune autre structure n'a été identifiée.

Ammonites

La structure la plus fréquente dans les fragments d'ammonites est la couche nacrée. Celle-ci est plus ou moins bien conservée, mais elle n'est jamais intacte. Sur les coupes verticales, la superposition des tablettes en piles, typique des céphalopodes et des gastéropodes, est localement visible (Fig. 4D). Les tablettes de nacre ont parfois tendance à fusionner. Une autre modification aboutit à simuler, à faible grandissement, une structure lamellaire-croisée et le litage régulier des tablettes est presque invisible (Fig. 4E). Sur les coupes tangentielles (parallèles à la surface des tablettes), la structure nacrée n'est pas toujours identifiable.

L'épaisse couche nacrée (66 µm) est recouverte de deux couches prismatiques, d'épaisseur inégale. La couche la plus épaisse (50 µm) montre des traces de diagenèse et est localement divisée en deux niveaux. Le plus interne (côté nacre), épais de 32 µm environ, est composé de prismes ou fibres probablement aragonitiques d'environ 3 µm de diamètre (Fig. 4F). Le niveau externe (côté remplissage des loges) est épais de 18 µm. On y reconnaît les « gros » prismes du niveau interne, mais subdivisés en de très fines aiguilles dont le grand axe est parallèle à celui des prismes.

DISCUSSION

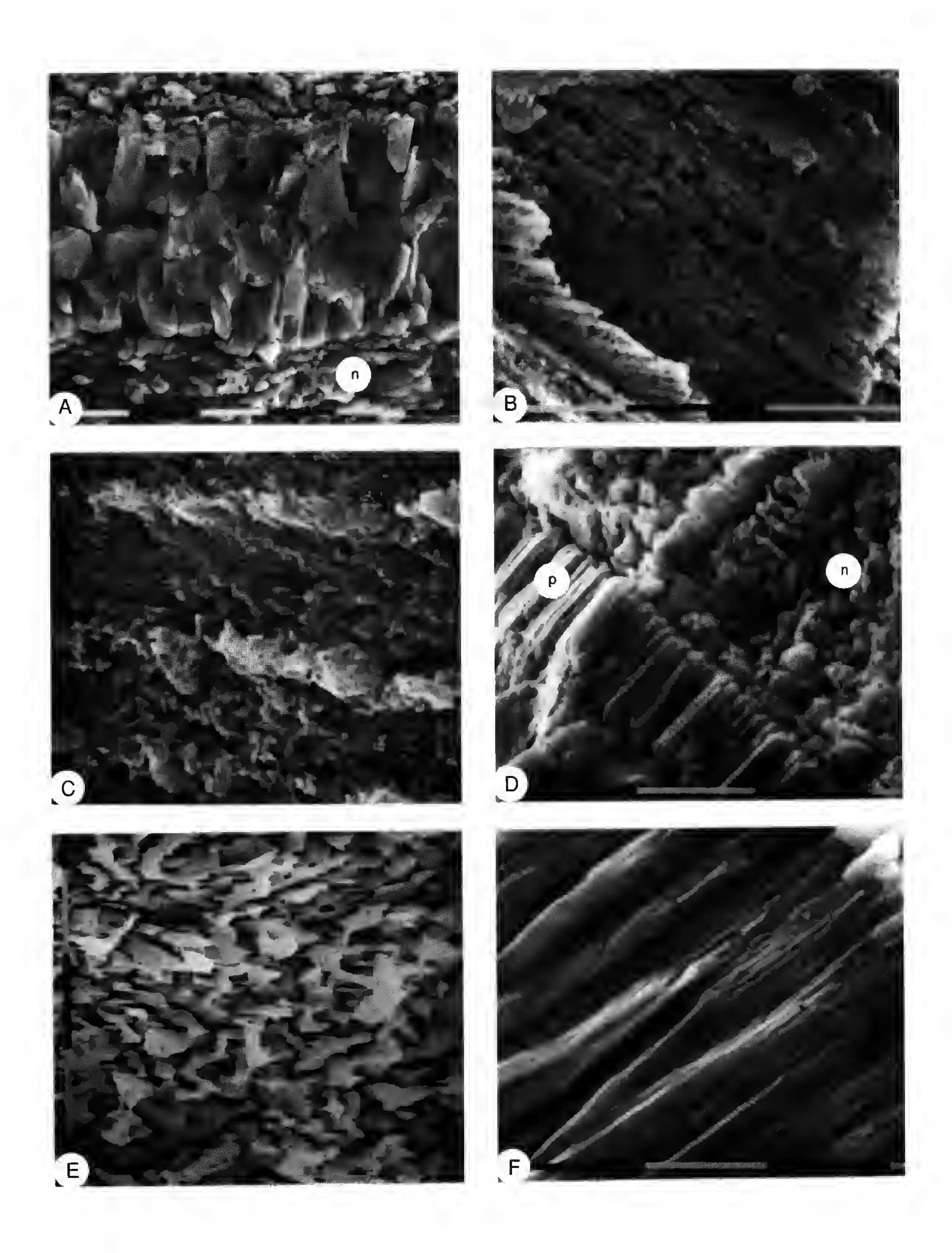
Structure du rostre de *Goniocamax*

L'existence de secteurs est assez répandue dans les rostres de céphalopodes coléoïdes, puisqu'elle a été décrite dans des taxons aussi variés que les Aulacoceratida et des Sepiida. Cependant, une différence majeure existe. Chez les Aulacocerida (*Prographularia*, *Atractites*, *Aulacoceras*), la zone post-alvéolaire commence par des couches régulièrement concentriques, qui se modifient progressivement pour constituer des secteurs dans la partie externe (Dauphin & Cuif 1980 ; Dauphin 1982). Dans la zone alvéolaire, les secteurs s'appuient directement sur le phragmocône, et persistent jusqu'à la périphérie du rostre. Dans les Sepiida du Tertiaire (*Belosepia*, *Beloptera*, *Belopterina* et *Vasseuria*), les couches du rostre sont d'abord concentriques, puis évoluent en secteurs plus ou moins bien formés (Dauphin 1984, 1985, 1986a, b). Chez *Goniocamax*, les secteurs s'appuient directement sur le phragmocône, puis s'estompent et disparaissent. L'évolution est donc inversée. Ces secteurs ont une structure voisine de celle décrite chez les *Aulacoceras* du Trias (Dauphin & Cuif 1980), ou chez *Belopterina* (Dauphin 1986a). Toutefois, alors que chez *Belopterina* les secteurs sont agencés en replis très complexes donnant des motifs en « feuilles de chêne », chez *Goniocamax* ils demeurent rectilignes, parallèles à l'axe longitudinal du rostre (Fig. 2A, B).

Présence simultanée de calcite et d'aragonite

La présence simultanée de calcite et d'aragonite dans les rostres de céphalopodes est assez rare. Il s'agit le plus souvent d'alternances de couches calcitiques et aragonitiques, ou d'un rostre primordial en aragonite suivi d'un rostre adulte en calcite (*cf.* Introduction). Dans les divers spécimens de *Goniocamax* examinés, il n'y a pas d'alternance : la zone aragonitique ne montre pas de fines couches calcitiques qui auraient pu rem-

FIG. 4. — Microstructures aragonitiques d'autres mollusques. **A**, couche prismatique (myostracum ?) dans la nacre (**n**) d'inocérames. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 1150. **B**, couche lamellaire croisée de gastéropode. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 2300. **C**, même spécimen que **B**, montrant la couche lamellaire croisée dans un autre plan de coupe. Les cristaux sont disjoints et la structure médiocrement conservée. Échelle : × 2300. **D**, couche prismatique (**p**) et nacre (**n**) dans un test d'ammonite. La disposition en piles des tablettes de nacre est conservée. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 2000. **E**, la diagenèse masque la disposition des tablettes de nacre dans ce test d'ammonite. H_3PO_4 10 %, entre 7 et 25 s. Échelle : × 1530. **F**, couche prismatique subdivisée en deux zones par la diagenèse dans un test d'ammonite. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 2150.


n
A
B
C
p
n
D
E
F

placer d'éventuelles couches organiques initiales. La zonation se traduit par de légères différences de relief, comme dans les rostres aragonitiques de *Belopterina* ou certaines zones des rostres aragonitiques d'Aulacocerida.
La similitude de structure des zones aragonitiques de *Goniocamax* avec l'aragonite des rostres de Sepiida, actuels et fossiles, est remarquable. Tout aussi remarquable est la similitude des divers aspects des zones calcitiques de ces rostres avec ceux observés sur les rostres entièrement calcitiques. Le mécanisme qui a produit cette répartition aragonite-calcite et les aspects microstructuraux examinés n'est actuellement pas expliqué.

Variabilité de l'état de conservation

Un examen détaillé de la structure de la nacre des inocérames ou de la nacre et des couches prismatiques des ammonites montre que, dans un spécimen donné, la qualité de la conservation varie. Ce phénomène n'est pas caractéristique de ce site. Des observations similaires ont été réalisées, notamment chez les céphalopodes du Trias de Turquie (Dauphin & Cuif 1980), chez les mollusques du Callovien de Lukow (Dauphin & Denis 1990).

Degré de diagenèse de l'aragonite

La qualité de la conservation des microstructures dans les zones aragonitiques des rostres ne permet pas d'exclure une certaine diagenèse de cette aragonite. D'une part, la structure lamellaire croisée des gastéropodes est nettement altérée. D'autre part, les couches nacrées des bivalves et des ammonites associées ne sont pas intactes. La comparaison des couches prismatiques et de la nacre dans les ammonites de ce site tend à montrer que les couches prismatiques sont moins modifiées que les tablettes de nacre. Un phénomène identique a été observé sur les coquilles d'ammonites du Callovien de Lukow, en Pologne (Dauphin & Denis 1990), et de l'Albien de Bully, en France (Dauphin 1989). Les analyses de la composition des couches nacrées aragonitiques de ces ammonites ont mis en évidence que, malgré une bonne conservation de la microstructure, les teneurs en éléments mineurs pouvaient être largement modifiées (Dauphin 1989). Ainsi la nacre des ammonites du Jurassique de Madagascar est nettement enrichie en Sr par rapport au nautile actuel, celle de Bully étant au contraire appauvrie en Sr et enrichie en Mg.
L'existence de la diagenèse, même sur les couches aragonitiques, et sa variabilité à l'intérieur d'un même spécimen, ne sont pas sans conséquences sur les mesures isotopiques réalisées sur les divers mollusques de ce site. Elles expliquent au moins partiellement les différences observées entre les divers taxons.
Cependant, la microstructure demeure un critère primordial pour la compréhension de la diagenèse. Il est classiquement admis que la calcite à faible teneur en Mg est plus stable et moins soluble que l'aragonite. La calcite hautement magnésienne serait par contre moins stable que l'aragonite. Cependant, toutes les aragonites ne présentent pas la même réactivité à la dissolution. Walter (1985) a démontré expérimentalement que la rapidité de dissolution de l'aragonite dépendait très largement de sa structure : « *The results indicate that microstructural complexity can control the relative reactivities of carbonate grains and override differences in mineralogic stability. Aragonite grains having more complex microstructures can dissolve more rapidly than the reportedly less stable magnesian calcites.* »
Les différences observées dans l'état de conservation des couches nacrées des ammonites et des inocérames d'une part, et la couche lamellaire croisée des gastéropodes d'autre part, illustrent clairement que la seule minéralogie ne contrôle pas le comportement diagénétique des biocristaux. Un fait important allant également dans ce sens est la disparition des couches prismatiques calcitiques des inocérames, alors que la couche nacrée aragonitique, théoriquement moins stable, est présente.
Un autre facteur dont le rôle est encore loin d'être élucidé est l'abondance, la répartition et la composition de la matrice organique.

CONCLUSION

Que l'aragonite du rostre des *Goniocamax* ait subi ou non une diagenèse, son origine biogénique ne semble pas pouvoir être contestée. Ceci

remet en cause l'hypothèse de Jeletzky (1966) selon laquelle le rostre des bélemnites ne peut dériver des rostres d'Aulacocerida, le rostre des Sepiida de celui des Belemnitida, l'argument majeur étant la nature minéralogique de ces rostres. Comme *Belemnitella* et *Hibolithes*, *Goniocamax* est une « vraie » bélemnite. Toutes trois sont capables de mettre en place un rostre aragonitique (Sultanov *et al.* 1968). Il n'apparait donc plus nécessaire de créer de nouveaux taxons pour ces spécimens, attitude qui était la conséquence logique des propositions de Jeletzky (1966).

Enfin, ces rostres aragonitiques confirment les homologies des divers éléments coquilliers des coquilles internes et externes des céphalopodes telles qu'elles ont été proposées par Barskov (1972, 1973), et l'homogénéité de ce groupe.

Remerciements

Cette recherche a été financée par le programme INTAS n° 93-1494. Nous remercions pour la révision de ce manuscrit MM. J. W. M. Jagt et H. Bocherens.

RÉFÉRENCES

Bandel K., Engeser T. & Reitner J. 1984. — Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 167 (3): 275-303.

Bandel K. & Kulicki C. 1988. — *Belemnoteuthis polonica*: a belemnite with an aragonitic rostrum: 303-316, *in Cephalopods – Present and past*. Wiedmann & Kullmann, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Sturrgart.

Barskov I. S. 1972. — Microsrructure of rhe skeletal layers of belemnites compared with external shell layers of orher Mollusks. *Paleontological Journal* 4: 492-500.

— 1973. — Microstructure of the skeletal layers of *Sepia* and *Spirula* compared with the shell layers of other Molluscs. *Paleontological Journal* 3: 285-294.

Buchardt B. & Weiner S. 1981. — Diagenesis of aragonite from Upper Cretaceous ammonires: a geochemical case-srudy. *Sedimentology* 28: 423-438.

Christensen W. K. 1982. — Late Turonian-early Coniacian belemnites from western and central Europe. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 31: 63-79.

Dauphin Y. 1982. — Analyse microsrrucrurale d'un *Aulacoceras* (Mollusca-Coleoïdea) juvénile du Trias de Turquie. *Paläontologische Zeitschrift* 56 (1-2): 53-75.

— 1984. — Microstructures des Céphalopodes. IV. Le « rostre » de *Belosepia* (Dibranchiata). *Paläontologische Zeitschrift* 58 (1-2): 99-117.

— 1985. — Microstructural studies on Cephalopod shells. V. The apical part of *Beloptera* (Dibranchiata, Tertiary). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 170 (3): 323-341.

— 1986a. — Microstructure des coquilles de Céphalopodes : la partie apicale de *Belopterina* (Coleoidea). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 8 (1) : 53-75.

— 1986b. — Microstructural studies on cephalopod shells. VII: the rostrum of *Vasseuria* (Dibranchiata). *Revue de Paléobiologie* 5 (1) : 47-56.

— 1988. — Diagenèse aragonite-calcite chez les Céphalopodes coléoïdes : exemples des rosrres d'*Aulacoceras* (Trias de Turquie) et de *Belopterina* (Éocène de France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 10 (2) : 107-135.

— 1989. — Rapports entre microstructure, composition chimique et diagenèse chez quelques ammonites mésozoïques. *Paläontologische Zeitschrift* 63 (3-4): 297-308.

Dauphin Y. & Cuif J. P. 1980. — Implicarions sytématiques de l'analyse microsrructurale des rosrres de trois genres d'Aulacocéridés triasiques (Cephalopoda-Coleoidea). *Palaeontographica* A 169 (1-3): 28-50.

Dauphin Y. & Denis A. 1990. — Analyse microstructurale des tests de Mollusques du Callovien de Lukow (Pologne) – comparaison de l'état de conservation de quelques types structuraux majeurs. *Revue de Paléobiologie* 9 (1) : 27-36.

Engeser T. & Reitner J. 1981. — Beitrage zur Systematik von phragmokontragenden Coleoiden aus dem Untertithonium (Malm zeta, „Solnhofener Plattenkalk") von Solnhofen und Eichstatt (Bayern). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 9: 527-545.

— 1983. — *Chitinobelus acifer* Fischer, 1981, ein Belemnoteuthide (Coleoidea) mit Epirostrum. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 165 (3): 496-501.

Ernst G. & Schulz M. G. 1974. — Strarigraphie und Fauna des Coniac und Santon im Schreibkreide-Richrprofil von Lägerdorf (Holsrein). *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 43: 5-60.

Grandjean J., Grégoire C. & Lutts A. 1964. — On the mineral components and the remnants of organic structures in shells of fossil molluscs. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Cl. Sci., série 5, 50 : 526-595.

Jeletzky J. A. 1966. — Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea.

University of Kansas Paleontological Contributions, Mollusca 7: 1-162.

Land L. S. 1967. — Diagenesis of skeletal carbonates. *Journal of sedimentary Petrology* 37 (3): 914-930.

Makowski H. 1952. — La faune callovienne de Lukow en Pologne. *Palaeontologica Polonica* 4: 1-64.

Naydin D., Barskov I. S. & Kiyashko S. I. 1986. — Composition isotopique stable de l'oxygène et du carbone dans les rostres calcitiques et aragonitiques de bélemnites du Taymyr occidental. *Problèmes paléontologiques*, Université d'État d'Azerbaijan, Bakou : 57-64 [en russe].

— 1987. — Nature aragonitique et calcitique du rostre d'une bélemnite du Crétacé supérieur du Taymyr occidental : données sur la composition en isotopes stables de l'oxygène et du carbone. *Paleontological Journal* 3: 3-8 [en russe].

Reitner J. & Engeser T. 1982. — Phylogenetic trends in phragmocone-bearing coleoids (Belemnomorpha). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 164: 156-162.

Srivastava N. K. 1975. — Early diagenetic changes in recent molluscan shells. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 148 (3): 380-403.

Sultanov K. M., Akhundov Yu. A. & Khalifa-Zade I. M. 1968. — Some data on the mineralogical composition of recent and fossil invertebrates of Azerbaijan. *Azerbaijan University Uchennyye Zapiski*, sér. Geologia i Geografia 6: 3-10.

Teys R. V., Kiselevsky M. A. & Naydin D. P. 1978. — Oxygen and carbon isotopic composition of organogenic carbonates and concretions in the Late Cretaceous rocks of Northwestern Siberia. *Geochemistry International* 15 (1): 74-81.

Voss-Foucart M. F. & Grégoire C. 1971. — Biochemical composition and submicroscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil cephalopods (nautiloids and ammonoids). *Bulletin de l'Institut royal de Sciences naturelles de Belgique*, 47 (41), 42 p.

Walter L. M. 1985. — Relative reactivity of skeletal carbonates during dissolution: implications for diagenesis: 3-16, *in Carbonate cements*. Schneidermann & Harris.

Soumis pour publication le 31 juillet 1996 ;
accepté le 10 novembre 1996.

Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques

Paulo M. BRITO
Département de Biologie Animale et Végétale, Université d'État de Rio de Janeiro
et Chercheur du CNPq,
rua São Francisco Xavier 524, Rio de Janeiro, 20559-900 (Brésil)

Brito P. M. 1997. — Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. *Geodiversitas* 19 (4) : 681-772.

RÉSUMÉ
Le présent travail a pour but l'étude anatomique, systématique et phylogénétique des poissons Aspidorhynchidae, famille ubiquiste connue du Jurassique moyen au Crétacé supérieur. La première partie de ce travail est consacrée à la description détaillée du squelette, crânien et post-crânien, des trois genres d'Aspidorhynchidae : *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*. La description de chaque genre, fondée sur l'espèce-type, est introduite par un bref historique et par l'énoncé de sa distribution spatio-temporelle. Elle est suivie d'une revue des autres espèces avec mise en évidence des caractères originaux qui permettent de préciser la définition du genre et de justifier la validité des espèces. Cet inventaire détaillé conduit à recenser les espèces valides, les espèces mises en synonymie et les espèces exclues du genre. La seconde partie est consacrée à une analyse phylogénétique des Aspidorhynchidae. Ceux-ci forment, au sein des Teleostei, un groupe monophylétique où *Belonostomus* et *Vinctifer* sont réunis dans un groupe monophylétique. Les Teleostei sont considérés comme formant un clade bien différencié dont les Aspidorhynchidae sont le taxon le plus basal. En revanche, les relations de parenté entre les lignées majeures de Neopterygii ne sont pas résolues. Une analyse de la biogéographie historique des Aspidorhynchidae indique une répartition paléogéographique pangéenne, qui remonte au moins au Jurassique inférieur.

MOTS CLÉS
Pisces,
Aspidorhynchidae,
taxonomie,
systématique,
biogéographie,
Mésozoïque.

ABSTRACT
The aim of this work is the anatomical, systematic and phylogenetic study of the Aspidorhynchidae, which is a widespread family known from the Middle Jurassic until the Upper Cretaceous. The first part of this work is devoted to the detailed description of the cranial and post-cranial skeleton of the three genera of Aspidorhynchidae: *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* and *Vinctifer*. The description of each genus, based on the type species, starts with a brief historical review and the spatio-temporal distribution. Follows a review of the other species with a diagnosis based on characters that define the genus and justify the validity of the species. This detailed inventory leads to a census of valid species, synonymous species as well as to species excluded from the genus. The second part is concerned with the phylogenetic analysis of the Aspidorhynchidae. These form a monophyletic group within the teleosts, whereby *Belonostomus* and *Vinctifer* are affirmed as a monophyletic group. The teleosts are considered as a differentiated clade in which the aspidorhynchids form the basal taxa. On the other hand, the interrelationships among the major lineages of Neopterygii (halecomorphs, semionotiforms *sensu* Olsen & McCune 1991, pachycormids and teleosts) are unresolved. Finally, the historical biogeographic analysis of the aspidorhynchids indicates a Pangeal-type relationship, dating as far back as the Lower Jurassic.

KEY WORDS
Pisces,
Aspidorhynchidae,
taxonomy,
systematic,
biogeography,
Mesozoic.

RESUMO
O presente trabalho tem por finalidade o estudo anatômico, sistemático e filogenético dos peixes da família Aspidorhynchidae, conhecidos do Jurássico médio até o Cretáceo superior, em todos os continentes. A primeira parte do trabalho se consacra à descrição detalhada do esqueleto craniano e pós-craniano dos três gêneros da família: *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* e *Vinctifer*. Esta descrição é baseada na espéce tipo de cada gênero e nela são dados um breve histórico e uma sinópse da distribuição espaço-temporal. Esta descrição é seguida de uma revisão das outras espéces onde se destacam os caractéres que permitem precisar a definição do gênero e de justificar a validade das diversas espéces. Este inventário nos conduz a confirmar as espéces validas, colocar algumas espéces em sinonímia assim como excluir espécies dos gêneros. A segunda parte do trabalho se consagra a uma análise filogenética dos Aspidorhynchidae. Estes formam, no interior do Clado Teleostei, um grupo monofilético onde *Belonostomus* e *Vinctifer* formam um grupo irmão. Os Teleósteos por sua vez são considerados como um clado bem definido do qual a família Aspidorhynchidae representa o taxon basal. Por outro lado, as relações filogenéticas entre os grandes grupos de Neopterygii (*cf.* Halecomorfes, Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune 1991, Pachycormidae e Teleósteos) não estão resolvidas. Uma análise da biogeografia histórica dos Aspidorhynchidae indica uma relação do tipo "Pangea" remontando, pelo menos, ao Jurássico inferior.

PALAVRAS CHAVE
Pisces,
Aspidorhynchidae,
taxonomia,
sistemática,
biogeografia,
Mesozóico.

AVANT-PROPOS

La première partie de ce travail est consacrée à l'étude anatomique et systématique des genres et espèces d'Aspidorhynchidae, en axant la description sur le genre *Vinctifer* qui provient essentiellement de l'Albien du nord-est brésilien. Au cours des dernières années, de nombreux spécimens de ce genre mal défini sont venus enrichir les collections du monde entier. Souvent conservé en trois dimensions, *Vinctifer* se prête particulièrement bien à la préparation à l'acide, ce qui a permis de compléter utilement nos connaissances, voire de décrire des structures inconnues jusqu'ici.
La seconde partie de ce travail est consacrée à une analyse phylogénétique des Aspidorhynchidae à l'aide des méthodes de la systématique phylogénétique. Elle met en évidence les caractères prouvant la monophylie et les relations phylogénétiques du groupe au sein des Neopterygii *sensu* Patterson (1973).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens étudiés appartiennent aux institutions suivantes :

AMNH	American Museum of Natural History, New York ;
BHN2P	Musée d'Histoire naturelle de Boulogne-sur-Mer (France) ;
BMNH	Natural History Museum, Londres ;
DGM	Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro ;
FMNH	Field Museum of Natural History, Department of Geology, Chicago ;
JM	Jura Museum, Eichstätt ;
LHN	Musée d'Histoire naturelle, Lyon (France) ;
MACN	Division de Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires ;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
NR	Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und historische Geologie, Munich ;
PMB-UERJ	matériel en cours de dégagement, Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro ;
USNM	Division of Paleontology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.

La partie du matériel étudié provenant d'une gangue calcaire (Formation Santana, Brésil ; Formation Morelos, Mexique ; Province de Piñar del Rio, Cuba ; Solnhofen, Allemagne) a été préparée chimiquement avec une solution d'acide formique à 10 % (Rixon 1976). Cette solution a été saturée par du phosphate tricalcique, limitant ainsi le risque de perte du matériel. Quelques spécimens ont été ainsi préparés après inclusion dans une résine polyester (méthode de Toombs & Rixon 1959). Le reste du matériel a été dégagé au marteau-piqueur à air comprimé ou à l'aiguille montée sous la loupe binoculaire. Les os ont été consolidés par imprégnation d'une colle soluble dans l'acétate d'éthyle ou l'acétone (plexigum ou paraeloïde).
Pour mettre à jour les moulages naturels des neurocrânes, sur les spécimens de *Vinctifer comptoni* qui s'y prêtaient, les os dermiques et endocrâniens ont été éliminés avec une aiguille montée.
La surface externe de la ganoïne des écailles et des os dermiques a été observée au microscope électronique à balayage. Les tubercules de ganoïne ont ensuite été mesurés selon la méthode de Gayet & Meunier (1986). Des coupes transversales de 150 mm d'épaisseur ont été réalisées dans les écailles de diverses espèces selon la méthode de Malrajt *et al.* (1967), modifiée par Meunier & Castanet (1978).
Pour chaque photographie, les pièces ont été recouvertes de vapeur d'oxyde de magnésium pour donner un meilleur contraste et mettre en évidence certains détails qui n'apparaîtraient pas sans cette technique.
Lorsqu'ils s'y prêtaient, les fossiles ont été photographiés sous lumière UV pour mettre en évidence le contraste entre la gangue et les os.

La méthode de l'analyse phylogénétique ou cladistique (Hennig 1966) a été appliquée pour l'analyse des caractères. Elle comprend plusieurs phases organisées telles que : (1) la détermination

des extra-groupes ; (2) la détermination des relations topographiques entre les structures composant les complexes morphologiques choisis ; (3) l'établissement de la distribution, au sein des Neopterygii et des groupes externes, des états présents pour chacun des caractères ; (4) la construction d'une matrice de caractères fondée sur les informations de l'analyse des caractères ; (5) l'analyse de parcimonie utilisant la version 3.1 du programme PAUP (Swofford 1993) ; (6) la construction des arbres phylogénétiques qui représentent les hypothèses sur la phylogénie du groupe étudié.
Pour l'évaluation des arbres les plus parcimonieux, les options « *exhaustive* » et « *branch and bound* » du programme PAUP 3.1 (Swofford 1993) ont été retenues. La matrice de caractères a été analysée utilisant le « *accelerated transformation optimization* » = ACCTRAN.

INTRODUCTION

Les Aspidorhynchidae constituent un groupe monophylétique, comprenant les trois genres *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*. Ils sont connus dans des dépôts marins et continentaux du Jurassique moyen au Crétacé supérieur, avec une citation douteuse au Paléocène (Bryant 1987), en Europe, en Amérique du Nord, en Amérique du Sud, en Afrique, en Asie, en Australie et en Antarctique (Figs 1, 2).
Les membres de cette famille sont aisément reconnaissables à leur long rostre formé par l'étirement des prémaxillaires et celui plus ou moins prononcé de la mandibule. Celle-ci comprend un os supplémentaire, le prédentaire, dont l'allongement est caractéristique de chaque genre : court chez *Aspidorhynchus* et *Vinctifer*, aussi long que le rostre, ou presque, chez *Belonostomus*. Les écailles des flancs sont rectangulaires, plus hautes que larges. La position des nageoires dorsale et anale est très reculée, dans le quart postérieur du corps.
La famille Aspidorhynchidae a été créée par Nicholson *et* Lydekker en 1889 pour des poissons décrits par Agassiz en 1833 (*Aspidorhynchus*) et en 1834 (*Belonostomus*) comme des « ganoïdes » et considérés plus tard comme des Teleostei par Thiollière (1854, 1858). Woodward (1895) les rangea dans un nouveau sous-ordre,

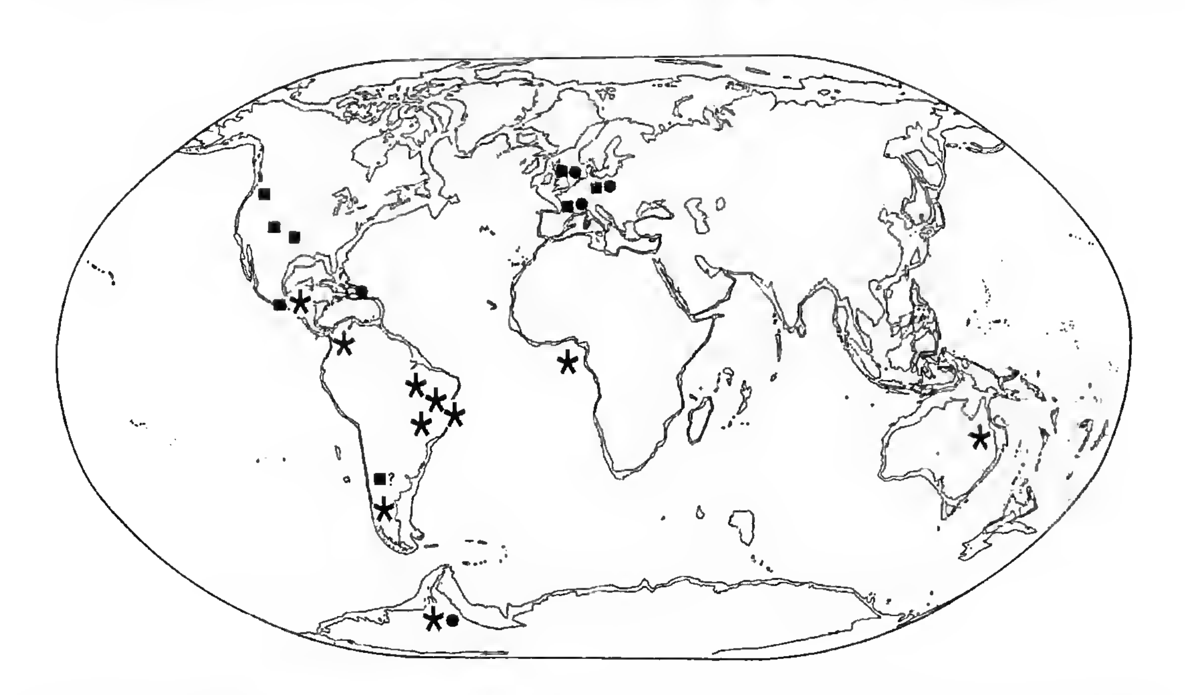


Fig. 1. — Répartition géographique des genres de la famille des Aspidorhynchidae. ●, *Aspidorhynchus*, ■, *Belonostomus*, ∗, *Vinctifer*. Fonds cartographique d'après Owen 1983.

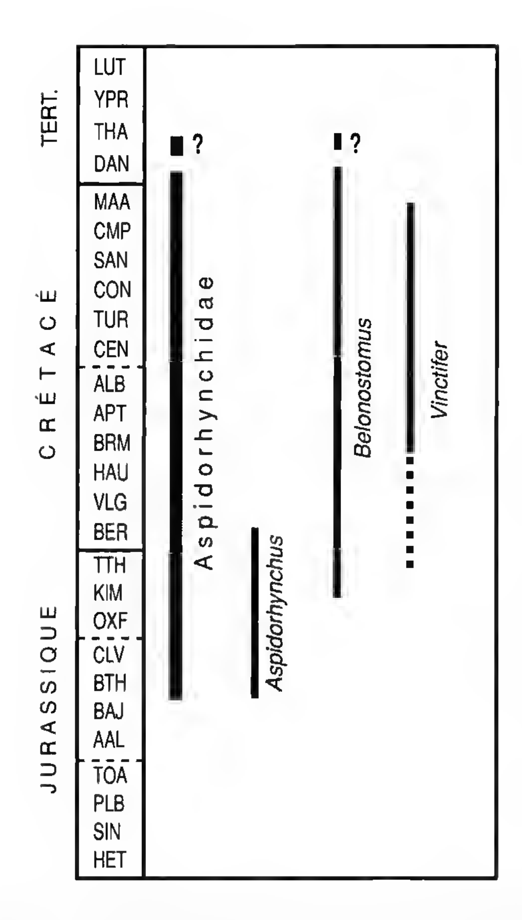


Fig. 2. — Répartition stratigraphique des genres de la famille des Aspidorhynchidae.

celui des Aethospondyli (Aspidothynchidae + Lepisosteidae). Par la suite, les Aspidorhynchidae furent tour à tour classés parmi les Paleoniscidae (Selezneva 1985), les Holostei (Berg 1940 ; Bardack 1968) ou les Halecostomi[1] (Saint-Seine 1949 ; Arambourg & Bertin 1958 ; Santos 1985a, b). Patterson (1973), qui les considérait comme des Teleostei, a noté que « *there are no ural centra and the paired ural neural arches are elongated into rudimentary uroneurals which do not extend anteriorly on the pre-ural centra* [...] » et que « *the pre-ural centra are chordal* [...] ». Patterson (1977) confirme leur position au sein des Teleostei et les identifie au groupe-frère de l'ensemble : Pleuropholidae + *Ichthyokentema* + Pholidophoridae + autres Teleostei. Par la suite, divers auteurs ont placé les Aspidorhynchidae parmi les Teleostei primitifs (Patterson & Rosen 1977 ; Mainwaring 1978 ; Richter & Thomson 1989 ; Maisey 1991 ; Brito 1992, 1995a, b ; Pinna 1996). Wenz & Brito (1990) mettent en doute la validité de certaines des synapomorphies qui seraient partagées par les Aspidorhynchidae et les Teleostei et considèrent le groupe comme des Halecostomi *incertae sedis*.

Santos (1990) crée une nouvelle famille, celle des Vinctiferidae, pour le seul genre *Vinctifer*. Cependant, la diagnose proposée est un mélange :

1. De synapomorphies des Aspidorhynchidae : « présence d'un rostre allongé [...] qui dépasse la limite antérieure du prédentaire » et « absence d'interopercule ».

2. De caractères mineurs trouvés au moins chez deux des genres d'Aspidorhynchidae : « petites dimensions des os circumorbitaires et grandes des postorbitaires [...], os dermiques du crâne et écailles avec ganoïne [...], préopercule avec le bord inférieur étendu vers l'avant et vers l'arrière [...], rayons branchiostèges courts et larges » et « dents uniformes de taille variée sur les os maxillaires et mandibulaires ».

3. De caractères propres au genre *Vinctifer* : « grand maxillaire avec l'extrémité postérieure très élevée, et qui recouvre la région coronoïde de la mandibule » et « trois séries d'écailles, hautes, sur les flancs du corps ».

4. D'autres également probablement mal interprétés, par exemple : « présence d'un supramaxillaire ».

Après examen, les deux caractères qui ne sont pas plésiomorphes ou partagés par au moins un autre Aspidorhynchidae (« maxillaire caractérisé par la présence d'une grande plaque postérieure qui recouvre la région coronoïde de la mandibule » et « trois séries d'écailles, hautes, sur les flancs du corps ») ne justifient pas une coupure systématique à un niveau plus élevé que générique.

1. Le terme « Halécostome » prête à confusion car il n'est pas utilisé dans le même sens par les différents auteurs. Regan (1923), Saint-Seine (1949), Arambourg & Bertin (1958) et Santos (1985c) l'opposent au terme « Holostéen » et l'emploient pour réunir des formes intermédiaires entre ces derniers et les Teleostei vrais. Patterson (1973) introduit une nouvelle acception du terme et l'utilise pour rassembler *Amia* et formes affines (= Halecomorphi) et Teleostei. C'est dans ce sens précis que ce terme est aujourd'hui utilisé, exception faite de Santos (1985c).

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Classe OSTEICHTHYES
Sous-classe ACTINOPTERYGII
Division HALECOSTOMI
(*sensu* Patterson, 1973)
Subdivision TELEOSTEI
(*sensu* Patterson, 1973)
Famille ASPIDORHYNCHIDAE
Nicholson *et* Lydekker, 1889

Rhynchodontidae Heineke, 1906 : 185.
Vinctiferidae Santos, 1990 : 252.

GENRES INCLUS. — *Aspidorhynchus* Agassiz, 1833 ; *Belonostomus* Agassiz, 1834 ; *Vinctifer* Jordan, 1919.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Halecostomi caractérisés par quatre synapomorphies non-ambiguës : présence d'un prémaxillaire en forme de tube rostral allongé, denté, s'encastrant vers l'arrière dans la région ethmoïdienne du neurocrâne ; prédentaire denté ; un processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique et une position très postérieure du canal préoperculaire, et la combinaison des caractères suivants : absence d'interopercule ; présence ou non d'un supramaxillaire ; forme triangulaire du préopercule ; position très reculée des nageoires dorsale et anale ; taille réduite de la nageoire caudale ; présence d'au moins quatre hypuraux, les deux premiers infradiastémiques ; trois paires d'uroneuraux ; présence de trois rangées longitudinales d'écailles hypertrophiées beaucoup plus hautes que larges ; os du crâne recouverts de ganoïne ; présence ou absence de ganoïne sur la surface des écailles.

Genre *Vinctifer* Jordan, 1919

Aspidorhynchus Agassiz, 1841 : 83.
Belonostomus Woodward, 1890a : 630.

ESPÈCE-TYPE. — *Aspidorhynchus comptoni* Agassiz, 1841.

ESPÈCES INCLUSES. — *Vinctifer comptoni* (espèce-type), *V. lonirostris*, *V. sweeti* et *V. araripensis*.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Aspidorhynchidae au prémaxillaire édenté chez les individus adultes ; maxillaire muni d'une grande plaque postérieure, longue et haute ; supramaxillaire absent ; liaison mandibule-palatocarré assurée par le carré et par le symplectique ; parasphénoïde dépourvu de dents ; prédentaire court ; axonostes des nageoires dorsale et anale longs, atteignant les centres vertébraux ; écailles de la ligne latérale principale plus hautes que celles des rangées immédiatement inférieures et supérieures ; présence de ganoïne sur les écailles ; hypuraux 1 et 2 fusionnés par leurs extrémités proximales et appendus à un centre ural unique.

INTRODUCTION

Le genre *Vinctifer* est l'un des poissons fossiles les plus connus du Crétacé d'Amérique du Sud. Jusqu'à présent, *Vinctifer* a été trouvé dans les bassins du Crétacé inférieur du nord-est du Brésil (? Barrémien-Albien), du Venezuela et de Colombie (Aptien-Albien), du Mexique (Albien), d'Argentine (Campanien terminal) et d'Australie (Albien). D'autres Aspidorhynchidae, signalés sous le nom de *Belonostomus* sp. Taverne, 1969 ; *Aspidorhynchus* sp. Richter *et* Thomson, 1989 ; *Belonostomus* sp. Leanza *et* Zeiss, 1990, sont également connus des continents de l'hémisphère Sud. Ces déterminations sont sujettes à caution et, dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne s'oppose au rattachement de ces formes au genre *Vinctifer*.

I. M. Brito (1984) a défini une biozone à *Vinctifer*, marquant le passage entre l'Alagoano[2] et un probable Aptien supérieur. Martill (1988) doute de la validité de cette biozone tandis que Maisey (1991), après l'avoir lui aussi mise en doute, en accepte l'existence mais la date du passage Aptien-Albien (Maisey 1992 ; Moody & Maisey 1994). D'après les nouvelles données stratigraphiques et palynologiques sur le Crétacé inférieur brésilien, en particulier celles sur la Formation Santana (Pons *et al.* 1990), les âges de dépôt de divers bassins et Formations, autrefois considérés comme identiques, sont actuellement reconnus comme différents (*cf.* Formations Codó, Santana, Marizal, Muribeca) ; la biozone à *Vinctifer* semble alors difficile à utiliser. Ceci est confirmé par le manque de fiabilité des informations biostratigraphiques fournies par les poissons mésozoïques.

L'espèce-type, *Vinctifer comptoni*, provient de la Chapada do Araripe, plateau de 120 km de long situé à la limite des États de Ceará, Pernambuco

2. L'étage Alagoano est un étage local qui marque la phase de sédimentation salifère lors de la formation des bassins sédimentaires et de l'ouverture de l'Atlantique Sud.

et Piauí (NE Brésil). Les nodules ayant livré ces restes de poissons proviennent de la partie inférieure du Membre Romualdo de la Formation Santana (= Albien : Lima 1979 ; Pons *et al.* 1990). Aujourd'hui *Vinctifer* est également connu des schistes de la partie inférieure du Membre Romualdo (Viana *et al.* 1989) ainsi que de la Formation Missão Velha (Brito *et al.* 1994).

La première citation d'un probable *Vinctifer* a été donnée par Spix & Martius (1823), qui le considèrent comme un serpent fossile. Postérieurement, *V. comptoni* a été sommairement décrit par Agassiz (1841) sous le nom d'*Aspidorhynchus comptoni*. Woodward (1890a) complète la description et estime qu'il s'agit d'un *Belonostomus*. Jordan (1919) propose pour cette même espèce la création d'un nouveau genre, *Vinctifer*, en se fondant sur la forme des écailles de la ligne latérale et sur la robustesse des mâchoires. D'Erasmo (1938) confirme les observations de Jordan mais estime qu'il ne s'agit pas de différences d'ordre générique ; il n'admet donc pas la validité de *Vinctifer* et replace l'espèce dans le genre *Belonostomus*. Santos (1945) note que le museau est plus allongé que la mandibule chez l'espèce de la Chapada do Araripe, alors qu'ils sont subégaux chez les *Belonostomus*, et qu'il existe trois séries d'écailles principales sur les flancs et non deux comme l'avait décrit D'Erasmo. Pour ces raisons, Santos considère l'aspidorhynchidé de la Chapada comme un *Aspidorhynchus*. Par la suite, Santos (1985c) admet la validité du genre *Vinctifer* et en donne une diagnose dont l'élément essentiel est la forme du maxillaire. Dans un autre travail, le même auteur (1985b) crée une seconde espèce, *V. punctatus*, pour des poissons de la Formation Muribeca (Sergipe) et signale, sans la nommer, une troisième espèce dans la Formation Marizal (Bahia) ; ces deux dernières espèces seraient d'âge aptien. À partir des données du suspensorium et des mâchoires de l'espèce-type, Brito (1988) confirme la validité du genre *Vinctifer*. Santos (1990) nomme l'espèce de la Formation Marizal, *V. longirostris*. Maisey (1991) tente une révision du genre *Vinctifer* et laisse les Aspidorhynchiformes dans une position *incertae sedis* au sein des Teleostei.

J'ai décrit le neurocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer*, analysé les synapomorphies des Aspidorhynchidae et des Teleostei recensées par Patterson (1977) et réfuté une partie d'entre elles mais, en attendant une révision de l'ensemble de ces problèmes, j'ai laissé provisoirement les Aspidorhynchidae dans la position basale que leur avait attribué Patterson (Brito 1992). Les relations phylogénétiques de *Vinctifer* et celles des Aspidorhynchidae au sein des Neopterygii ne sont pas encore élucidées.

Les distributions géographique et stratigraphique de *Vinctifer* sont élargies par les récentes découvertes dans la Formation Missão Velha, Barrémien de la Chapada do Araripe (Brito *et al.* 1994), dans la Formation Apon, Aptien/Albien du Venezuela (Maisey 1992 ; Moody & Maisey 1994) ; dans la Province de Villa de Leiva, Aptien de Colombie (Schultze & Stöhr 1996) ; dans les carrières de Tlayúa, Formation Morelos, Albien de Puebla, Mexique (Applegate 1996 ; Brito & Grande en prép.) et dans le Campanien terminal de Patagonie (Brito en prép.), alliées à la nouvelle interprétation de *Belonostomus sweeti*, connu dans la Formation Rolling Dawn, Albien d'Australie et rapporté à *Vinctifer* (Bartholomai comm. pers.).

Vinctifer comptoni (Agassiz, 1841)

Synonymie[3] :
Aspidorhynchus comptoni Agassiz, 1841 : 83. – Santos 1945 : 1. – Santos & Valença 1968 : 349.
Belonostomus comptoni Woodward, 1890a : 629. – D'Erasmo 1938 : 5. – Estes 1964 : 27. – Taverne & Ross 1973 : 102.
Vinctifer comptoni – Jordan 1919 : 210. – Santos 1985a : 141. – Santos 1985c : 151.
Belonostomus sp. Taverne, 1969 : 263.
Vinctifer punctatus Santos, 1985b : 147.

NÉOTYPE. — BMNH P-47892 (Fig. 3).

LOCALITÉ-TYPE. — Jardim, Ceará, Brésil.

FORMATION-TYPE. — Membre Romualdo, partie supérieure de la Formation Santana, Crétacé inférieur, Albien.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — *V. comptoni* a

3. J'ai limité la synonymie à une version résumée dans laquelle je présente seulement la première mention de l'espèce et les auteurs qui ont modifié la nomenclature du taxon.



Fig. 3. — *Vinctifer comptoni.* BMNH 47892 (néotype).

été découvert dans la Formation Santana, Albien du bassin d'Araripe ; Formation Codó, Aptien/Albien du bassin du Parnaíba ; Formation Muribeca (Aptien) et Formation Riachuelo (Albien) des bassins de Sergipe et Alagoas ainsi que dans la Formation Apon, Aptien du Venezuela et dans la Formation Morelos, Albien de Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexique.

Diagnose émendée. — *Vinctifer* atteignant une longueur d'environ 80 cm ; prémaxillaires allongés correspondant environ au tiers de la longueur totale du crâne, édentés chez les individus adultes ; prédentaire court, à peine plus long que haut, représentant un cinquième de la longueur du dentalosplénial ; dents très petites ; ornementation des os dermiques et des écailles variable, formée de stries, rides et tubercules.

Généralités

La forme générale du corps est allongée, subcylindrique (Fig. 4A, B) ; la longueur standard ne semble pas dépasser 80 cm. Le tronc diminue graduellement de hauteur jusqu'au pédoncule caudal (ce dernier représentant environ 25 % de la hauteur maximale, elle-même atteinte juste en arrière de la tête).

La tête est très longue et étroite. Elle se prolonge par un rostre effilé, formé à la fois par l'allongement des prémaxillaires et des mandibules, les premiers sensiblement deux fois et demie plus longs que les secondes. La longueur de la tête représente environ le tiers de la longueur du poisson, mesurée jusqu'à la nageoire caudale. Sans le rostre, la tête est deux fois plus longue que sa hauteur maximale qui est atteinte au niveau de l'opercule. L'articulation quadrato-mandibulaire est située au niveau du milieu de l'orbite. Les écailles sont ganoïdes, celles des flancs étant plus hautes que les autres. On peut compter soixante-huit rangées transversales d'écailles depuis le bord postérieur du supracleithrum jusqu'au bord postérieur du pédoncule caudal. La nageoire pelvienne commence avec la vingt-huitième rangée transversale d'écailles, l'anale avec la quarante-cinquième, la dorsale avec la quarante-septième, la caudale avec la soixante-et-unième. La formule ptérygienne (Westoll 1944 ; Heyler 1968) est la suivante :

$$\frac{47}{28 \quad 45 \quad 61} \quad 68$$

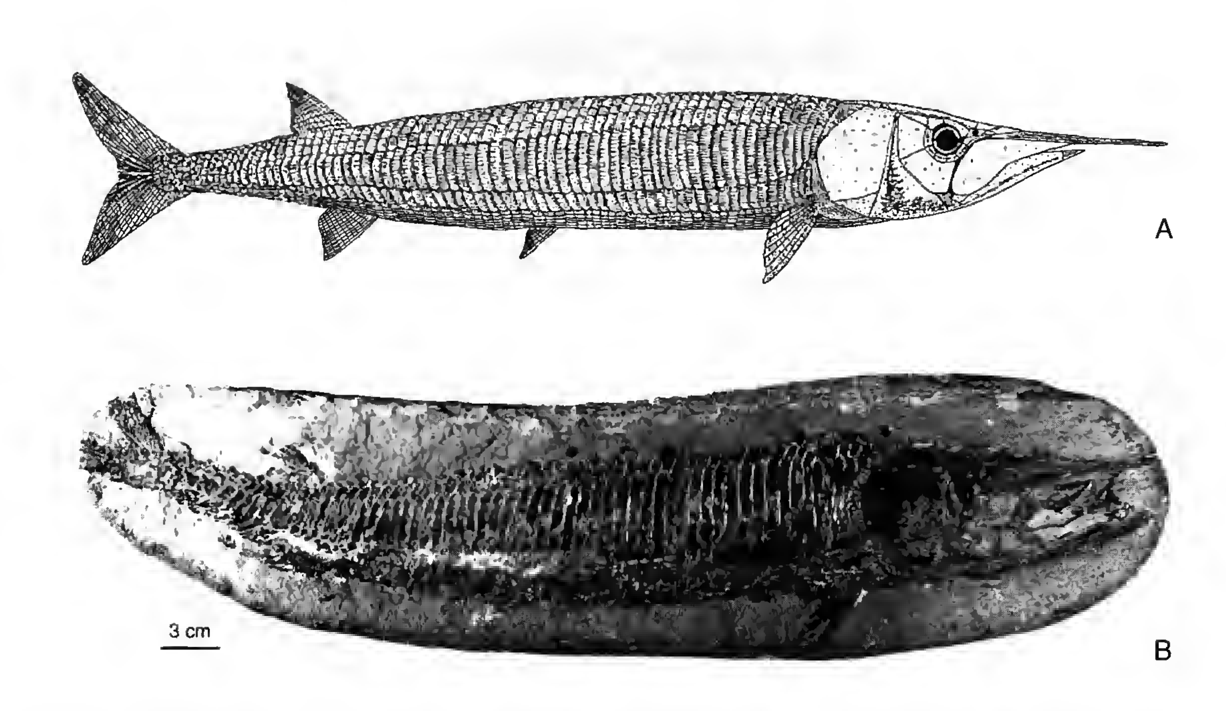


FIG. 4. — *Vinctifer comptoni* : **A**, reconstitution du corps d'après divers exemplaires ; **B**, vue générale du corps d'un individu adulte (FMNH-10380a).

Les nageoires sont, d'une façon générale, très reculées. La nageoire pelvienne est peu développée et s'insère au milieu du corps, légèrement plus près de l'anale que de la pectorale. Les nageoires dorsale et anale sont presque opposées et très reculées ; elles sont insérées sur le quart postérieur du corps. La nageoire caudale est petite et fourchue.
Les mensurations des trois spécimens les plus complets sont indiquées à la figure 5.

DESCRIPTION DU SQUELETTE CRÂNIEN
Rostre
Long et effilé il est formé du prémaxillaire pair, du rostral impair et d'une seule paire de nasaux. La narine est située à la base du rostre juste en avant de l'orbite. Le rostre n'est pas sujet à variations.
Prémaxillaires (Pmx). Constituant l'essentiel du rostre, ils sont formés de deux régions : l'une, superficielle, est ornementée de petites stries longitudinales (Fig. 6A-C) ; l'autre, profonde, lisse, recouverte par les os dermiques adjacents, forme le « tube rostral » (Brito 1992), qui s'encastre dans la masse ethmoïdienne endocrânienne (m.eth, Figs 6B, 7D, E).
Les extrémités effilées des prémaxillaires sont jointives le long de la ligne médiodorsale, donnant l'impression d'une ossification impaire (Brito 1988, fig. 1 ; 1992). En réalité elles sont distinctes sur toute leur longueur (Fig. 7A-E). Ventralement, les prémaxillaires reposent sur le vomer, impair, court, correspondant environ au tiers antérieur du rostre, puis sur le parasphénoïde. Vers l'arrière ils encadrent le rostral, surmontent les marges dorsales des maxillaires et atteignent le nasal. C'est à ce niveau que chaque prémaxillaire se prolonge par le tube rostral, profond, recouvert par le rostral, les extrémités antérieures du frontal et le nasal. Un tel prémaxillaire est fixe.
Les prémaxillaires sont édentés chez les individus adultes de toutes les espèces de *Vinctifer* que j'ai pu examiner. Chez le spécimen PMB-UFRJ 07, un juvénile de 12 cm de longueur standard, j'ai observé des dents sur le bord oral de l'os (Fig. 8). Ce caractère ontogénique, retrouvé chez les individus adultes des deux autres genres, sert à polariser ce caractère lors de l'analyse phylogénétique au sein de la famille.
Les rapports du prémaxillaire avec les os voisins

	1	2	3	4	5	6	6'	7	7'	8	8'	9	10	11
V. comptoni (USU 49)	75,0	70,0	19,0	13,0	8,0	55,0	49,0	54,6	48,6	47,0	41,0	3,6	4,0	1,4
V. comptoni (USU 07)	12,0	11,6	5,0	1,6	0,9	8,7	5,3	8,4	5,4	?	?	?	?	?
V. comptoni (FMNH PF 13486)	27,0	26,0	8,8	?	1,5	21,5	?	21,3	?	16,6	?	1,7	1,9	?
V. longirostris (USU 47)	9,8	8,0	3,9	2,2	0,7	6,8	5,1	6,6	4,9	5,3	3,6	?	?	?
V. longirostris (DGM 462 P)	?	?	11,0	6,0	2,0	?	?	?	?	?	?	?	?	0,9
A. acutirostris (MNHN R.350-b)	68,0	60,0	13,6	9,6	6,0	50,5	46,5	48,2	44,2	38,6	34,6	9,3	?	1,7
B. tenuirostris (MNHN-CRN 7)	34,0	31,0	9,5	/.	2,1	26,0	/.	25,7	/.	19,7	/.	2,4	2,6	0,8

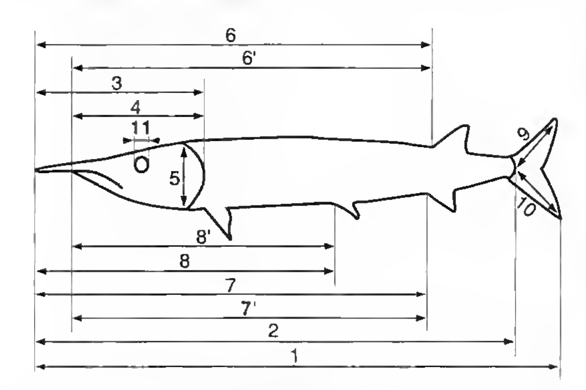


FIG. 5. — Représentation hypothétique d'un poisson aspidorhynchidé, avec ses valeurs morphométriques en centimètres.

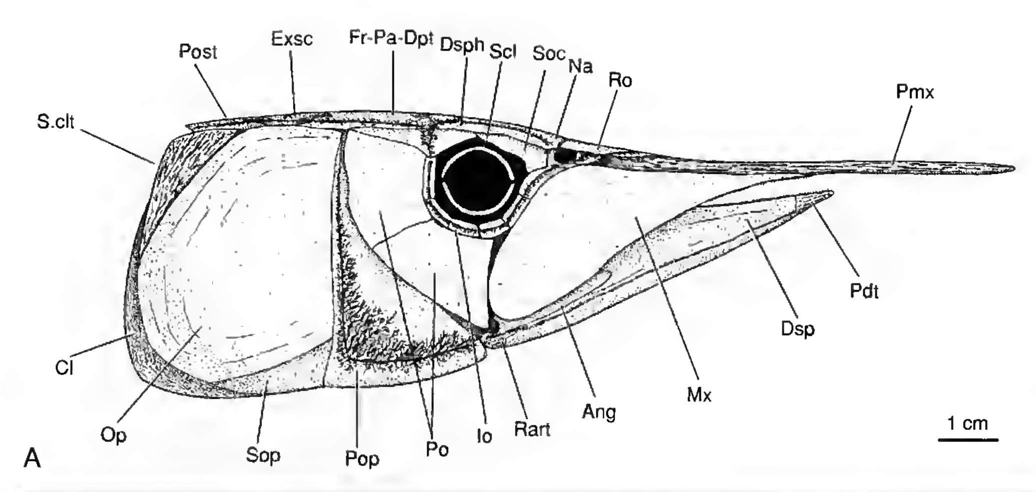
sont illustrés par la série de coupes sagittales de la figure 7. Celle-ci montre que la partie superficielle et la partie profonde de l'os sont constituées d'une plaque basale osseuse recouverte par une couche de ganoïne pluristratifiée. Cette couche superficielle est traversée par des canalicules de Williamson (Fig. 7F), démontrant ainsi le caractère dermique de l'os.

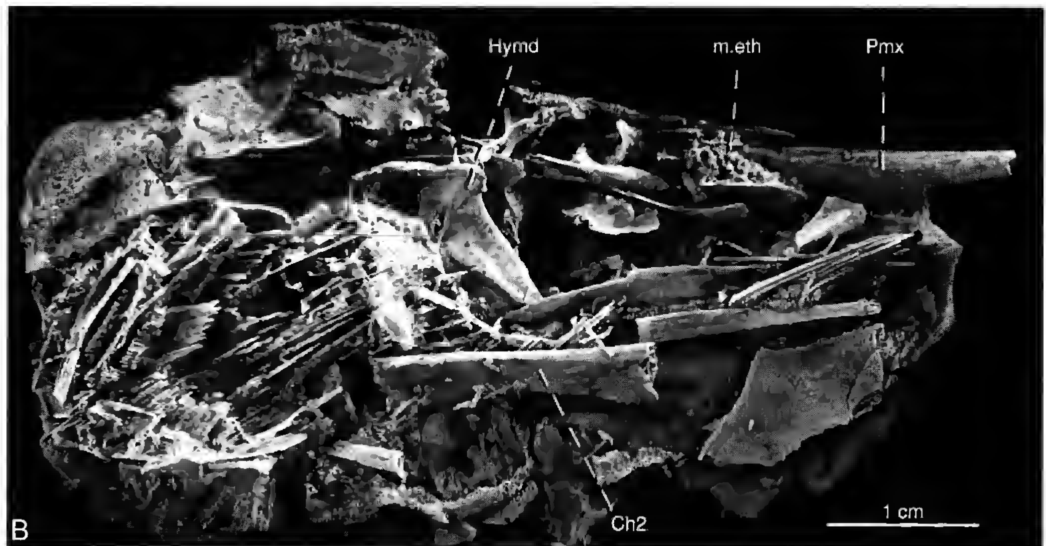
Rostral (Ro). (Figs 6A, 9A, C) Impair, fortement convexe et deux fois plus long que large, il s'insère entre les branches postérieures des prémaxillaires et recouvre très largement la marge antérieure des frontaux. Le canal infraorbitaire pénètre l'os au niveau de son tiers antérieur pour former la commissure ethmoïdienne. Cette dernière est convexe vers l'avant et envoie une dizaine de petits canalicules simples (BCE 342) ou plus ou moins divisés (PMB-UERJ-P.5), qui s'ouvrent en avant de la commissure.

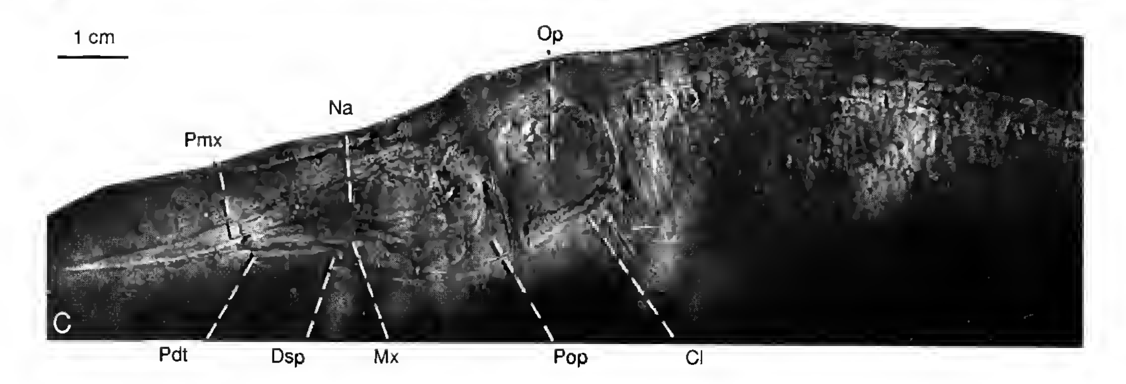
Nasal (Na). (Fig. 6 A, B) Ce petit os est limité dorsalement par le rostral et le frontal, antérieurement par l'extrémité postérieure de la partie superficielle du prémaxillaire et postérieurement par le premier infraorbitaire et le supraorbitaire. Le nasal est traversé par le canal infraorbitaire en avant de la narine et, en arrière d'elle, par l'extrémité antérieure du canal supraorbitaire. Il n'y a pas de connexion préorbitaire des canaux supra- et infraorbitaire.

Cette interprétation du rostre diffère des précédentes. Pour Santos (1945), le rostre est formé dans sa totalité par un os rostral, d'avantage nommé d'après la topographie du rostre que d'après ses rapports avec la commissure ethmoïdienne. Santos (1985c) considère que le rostre est formé de quatre unités : (1) un os allongé formant l'essentiel du rostre, qu'il appelle rostral (= prémaxillaire du présent travail *pro parte*) ; (2) un os traversé par la commissure ethmoïdienne (= rostral du présent travail) appelé soit mésethmoïde (Santos 1985c, pl. 1, fig. 2) soit rostral (Santos 1985c, pl. 1, fig. 3) ; (3) un petit prémaxillaire denté situé à la base du rostre (= ectoptérygoïde *pro parte* du présent travail) ; (4) un grand anténasal (probablement la partie profonde du prémaxillaire du présent travail). Il est très fréquent que, par suite de la fragilité du rostre, les os soient dissociés et déplacés de sorte que la partie profonde du prémaxillaire et/ou l'ectoptérygoïde sont accidentellement exposés. Ceci

FIG. 6. — *Vinctifer comptoni* : **A**, reconstitution de la tête en vue latérale d'après les spécimens MNHN BCE-240, FMNH Tlayua 1 et FMNH 10380 ; **B**, vue latérale droite du neurocrâne où une partie de la région ethmoïdienne et du prootique a été enlevée (MNHN - BCE 331) ; **C**, vue générale de la tête et de la partie antérieure du corps (n° provisoire FMNH Tlayua 1). **Ang**, angulaire ; **Ch2**, cératohyal distal ; **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Io**, infraorbitaire ; **m.eth**, masse ethmoïdienne ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Post**, post-temporal ; **Rart**, rétroarticulaire ; **Ro**, rostral ; **Scl**, anneau sclérotique ; **S.clt**, supracleithrum ; **Soc**, supraoccipital ; **Sop**, sousopercule.


Post
Exsc
Fr-Pa-Dpt
Dsph
Scl
Soc
Na
Ro
Pmx
S.clt
Pdt
Dsp
Cl
Mx
Ang
1 cm
Op
Sop
Pop
Po
Io
Rart
A


Hymd
m.eth
Pmx
1 cm
B
Ch2


1 cm
Op
Na
Pmx
C
Pdt
Dsp
Mx
Pop
Cl

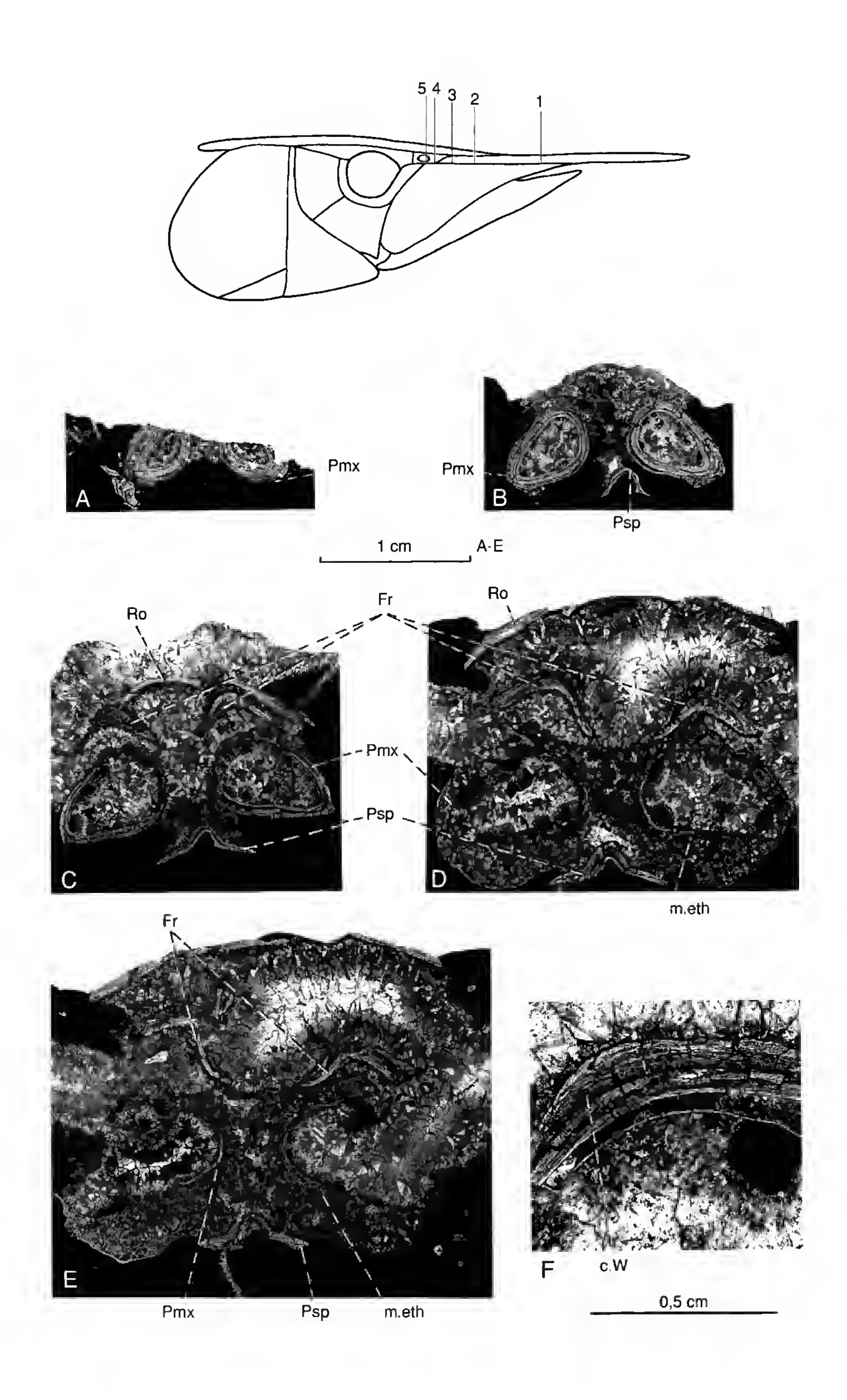

5 4 3 2 1
Pmx
Pmx
Psp
1 cm A-E
Fr
Ro
Ro
Pmx
Psp
m.eth
Fr
Pmx
Psp
m.eth
c.W
0,5 cm
A
B
C
D
E
F



FIG. 8. — *Vinctifer comptoni*, PMB-UERJ 07 face externe du prémaxillaire gauche d'un individu jeune. **Pmx**, prémaxillaire.

semble être le cas du spécimen figuré par Santos (1985c) ; le prémaxillaire correspondrait à l'ectoptérygoïde et l'anténasal très probablement au tube rostral.
Maisey (1991), d'après *Vinctifer comptoni*, a considéré la partie antérieure du toit crânien des Aspidorhynchidae comme un rostrodermethmoïde, qu'il a comparé à celui des Pachycormidae, et la partie profonde du prémaxillaire comme la paroi extérieure de l'ethmoïde latéral, ce qui est démenti par la structure histologique de l'os. Ces mêmes os ont été interprétés par Taverne (1981) comme des mésethmoïdes chez *Belonostomus helgolandicus*.

Toit crânien

L'examen d'un nouveau matériel permet de compléter et de modifier les descriptions de Santos (1945, 1985c) et de Maisey (1991). On observe de très nombreuses variations d'un individu à l'autre, voire d'un côté à l'autre d'un même individu. La distribution la plus générale se présente comme suit : un rostral impair, des fronto-pariéto-dermoptérotiques, une paire d'extrascapulaires et une paire de post-temporaux, tous individualisés (Fig. 9A, B, D).
Fronto-pariéto-dermoptérotiques (Fr-Pa-Dpt). (Figs 6A, 9A, B, D, 10) Ce sont les plus grands os du toit crânien. Ils s'étendent du rostral à l'extrascapulaire, donc jusqu'au niveau du premier tiers de l'opercule. Leur largeur est pratiquement constante, s'élargissant légèrement en arrière de l'orbite en une apophyse postorbitaire.

FIG. 7. — *Vinctifer comptoni* : **A-E**, coupe du prémaxillaire d'après le spécimen PMB-UERJ 66 ; **F**, détail de la coupe C. **c.W**, canal de Williamson ; **Fr**, frontal ; **m.eth**, masse ethmoïdienne ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Psp**, parasphénoïde ; **Ro**, rostral.

Ils sont nettement asymétriques, la suture étant située à droite ou à gauche de la ligne médiodorsale du crâne.
La soudure des frontaux avec les pariétaux et les dermoptérotiques a déjà été notée chez *Besania* (Brough 1939), *Parasemionotus* (Lehman 1952) et *Dapedium* (Wenz 1968 ; Thies 1988).
Canal supraorbitaire (css). (Fig. 10) Il longe le bord latéral de l'os et s'incurve au niveau de l'apophyse postérieure pour rejoindre le canal infraorbitaire. Je n'ai pas observé de branche antérieure du canal supraorbitaire pénétrant le rostral et atteignant la commissure ethmoïdienne, ni d'anastomose postorbitaire, entre ce canal et le canal infraorbitaire, sur le frontal, comme l'a figuré Santos (1985c).
Extrascapulaires (Exsc). (Figs 6A, 9A-D) *V. comptoni*, comme tous les autres Aspidorhynchidae, comporte une seule paire d'extrascapulaires. Ils sont jointifs sur la ligne médiodorsale, un peu plus longs que larges et asymétriques comme les fronto-pariéto-dermoptérotiques. La portion postorbitaire du canal infraorbitaire et la portion céphalique de la ligne latérale principale suivent le bord latéral, la commissure extrascapulaire longe le bord antérieur.
Post-temporaux (Post). (Figs 6A, 9A-D, 11) Ils sont traités avec le toit crânien, car ils en sont indissociables, et non avec la ceinture pectorale. Ce sont de grandes plaques plus ou moins rectangulaires, très asymétriques, au moins aussi longues, voire même plus longues, que les extrascapulaires, jointives sur la ligne médiane. Les post-temporaux reposent sur l'intercalaire mais leur face inférieure est dépourvue du processus interne caractéristique des Teleostei et de certains Halecomorphi. La ligne latérale céphalique suit le bord latéral.

Variations du toit crânien

Elles sont très fréquentes et affectent le nombre des composants osseux, le tracé des sutures, la forme et/ou l'extension de chaque os.
Les frontaux peuvent être individualisés (Figs 9C, 11) et limités, vers l'arrière, par des pariéto-dermoptérotiques (Pa-Dpt). Je n'ai jamais observé d'individualisation du pariétal et du dermoptérotique.
La suture séparant les éléments droit et gauche

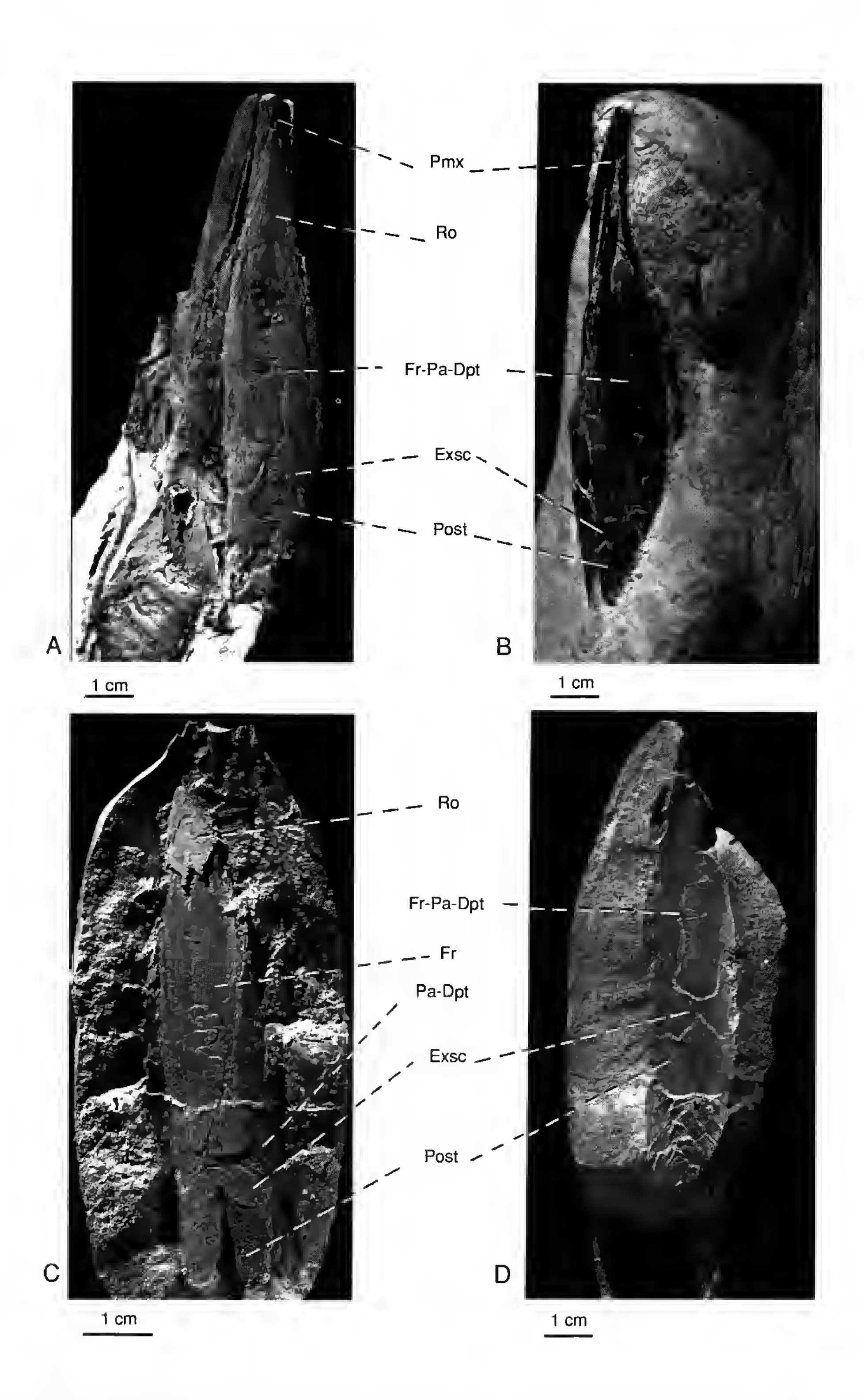


FIG. 9. — Toit crânien de *Vinctifer comptoni* : **A**, MNHN-BCE 342 ; **B**, MNHN-BCE 240 ; **C**, MNHN-BCE 5b, toit crânien ; **D**, MNHN-BCE 6a, toit crânien. **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Pa-Dpt**, pariéto-dermoptérotique ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Post**, post-temporal ; **Ro**, rostral.

du toit crânien est décalée par rapport à la ligne médiodorsale du crâne indifféremment vers l'un ou l'autre côté, ce qui entraîne la dissymétrie fréquemment observée chez *Vinctifer* et les Aspidorhynchidae en général.

La suture médiane est le plus souvent rectiligne dans la moitié antérieure et sinueuse vers l'arrière. Dans cette région, elle présente de grandes variations d'un individu à l'autre, avec trois à cinq profondes indentations.

Le plan des ossifications décrit ici pour le toit crânien de *V. comptoni* est le même chez les autres Aspidorhynchidae. Les proportions relatives de divers os sont comparables chez *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*.

Dans sa reconstitution, Santos (1985c, fig. 1) présente les pariétaux et les dermoptérotiques séparés, disposition que je n'ai jamais observée. Maisey (1991) présente une fusion entre le pariétal et le dermoptérotique chez *Vinctifer* en se fondant sur l'arrangement du canal sensoriel. Des os pariétaux et dermoptérotiques ont été illustrés par Taverne (1981) chez *Belonostomus helgolandicus*.

Joue

L'orbite est encerclée par la série infraorbitaire, le dermosphénotique et le supraorbitaire. L'anneau sclérotique (Scl) comprend deux plaques.

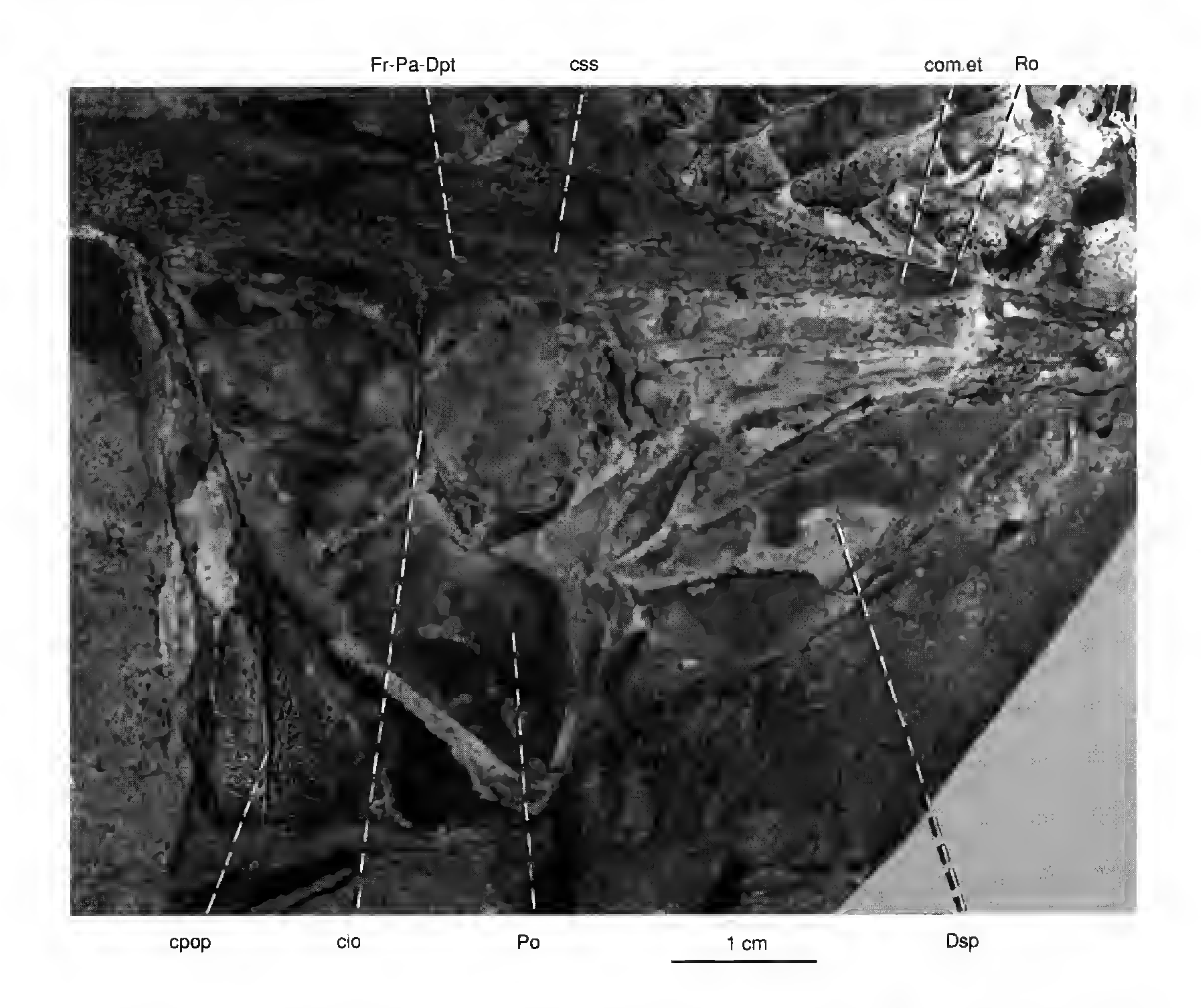


Fig. 10. — *Vinctifer comptoni* : vue générale de la tête (MNHN-BCE 1b). **cio**, canal infraorbitaire ; **com.et**, commissure ethmoïdienne ; **cpop**, canal préoperculaire ; **css**, canal sensoriel supraorbitaire ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Po**, postorbitaire ; **Ro**, rostral.

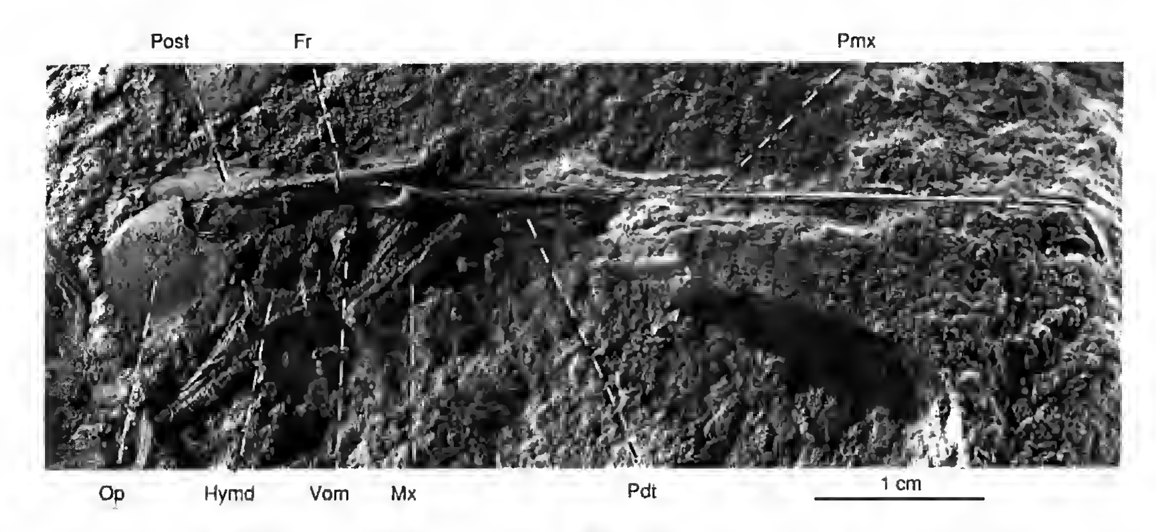


FIG. 11. — *Vinctifer comptoni* ; vue générale de la tête (PMB-UERJ 07). **Fr**, frontal ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Post**, post-temporal ; **Vom**, vomer.

Série infraorbitaire (Io). (Figs 6A, 12) Elle comprend cinq à sept éléments, petits et rectangulaires. Le premier et le dernier sont les plus allongés (trois ou quatre fois plus hauts que larges). L'antérieur atteint vers l'avant le nasal et le supraorbitaire, surmonte le maxillaire et constitue la région antéro-inférieure de l'orbite. Les suivants (Io 2-6) contournent l'orbite, surmontant le maxillaire et recouvrant les postorbitaires. Le postérieur est l'os le plus allongé et le plus étroit de toute la série.

Canal infraorbitaire (cio). (Fig. 10) Il présente un grand nombre de canalicules plus ou moins divisés. Il traverse la série infraorbitaire à la suite de l'os nasal et pénètre le dermosphénotique dans son tiers antérieur où il se joint au canal supraorbitaire.

Supraorbitaire (So). (Fig. 6A) Trois fois plus long que haut, il forme la marge antéro-supérieure de l'orbite et longe le bord latéral du frontal entre le nasal et le dermosphénotique.

Dermosphénotique (Dsph). (Figs 6A, 12) Il est remarquablement long vers l'avant, où il atteint le supraorbitaire au niveau du milieu de l'orbite, et vers l'arrière, avec un long processus effilé entre le frontal et le postorbitaire supérieur jusqu'à la branche verticale du préopercule.

Il existe une liaison postorbitaire entre les canaux infra- et supraorbitaire située, soit sur le dermosphénotique, soit sur le frontal. La profusion de canalicules secondaires au niveau de la courbure du canal infraorbitaire interdit d'être plus précis. Maisey (1991) considère que le dermosphénotique de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*, séparé du préopercule par le postorbitaire supérieur, représente la disposition primitive qu'il relève également chez *Lepisosteus*, *Amia*, *Pachycormus* et *Hulettia*. La disposition de *Belonostomus*, dont le dermosphénotique atteint le préopercule (Saint-Seine 1949 ; Taverne 1981), a été retrouvée chez *Vinctifer*, au moins chez certains individus ; il s'agirait donc là d'une variation individuelle.

Plaques postorbitaires (Po). (= suborbitaires) En général deux grandes plaques postorbitaires recouvrent la marge antérieure du préopercule (Fig. 6A). La forme des plaques varie d'un individu à l'autre et plus rarement leur nombre. Il peut exister trois plaques au lieu de deux (Fig. 12), disposition variant parfois même d'un côté à l'autre du même individu. Une variation similaire a été observée sur *Amia calva* (Shufeldt 1883 ; Moy-Thomas 1938 ; Jain 1985), *Amia munieri* (Dechaseaux 1937) et *Pachycormus curtus* (Wenz 1968).

Préopercule (Pop). (Figs 3, 6A, C, 10, 12) Très développé, il est triangulaire. Cette forme se distingue nettement de la forme en croissant de la plupart des Halecomorphi et ressemble plus au préopercule à deux branches des Teleostei.

Canal préoperculaire (cpop). (Fig. 10) Il longe

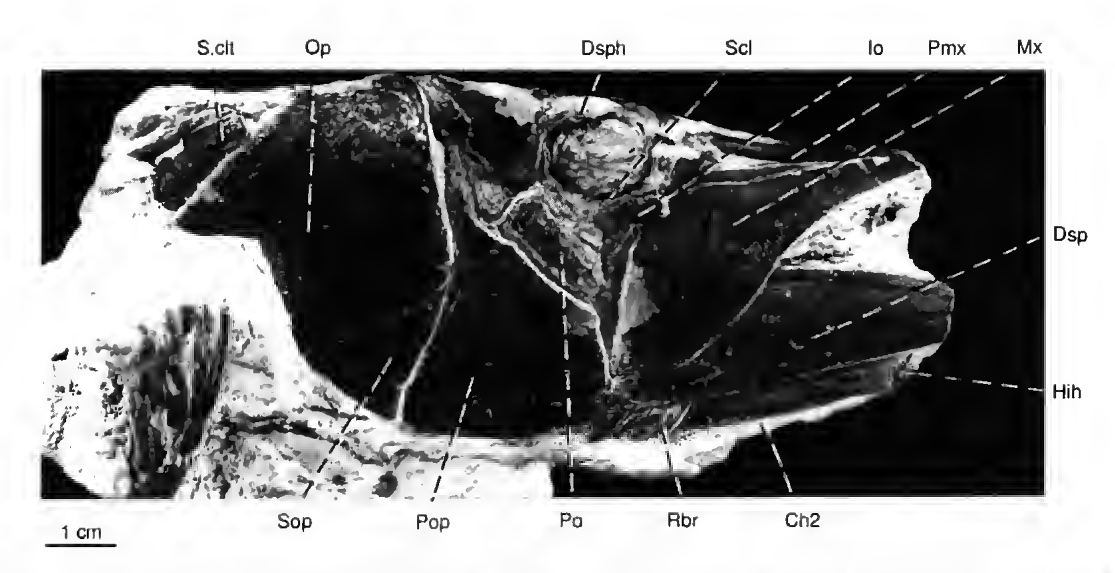


FIG. 12. — *Vinctifer comptoni* ; vue générale de la tête (MNHN-BCE 240). **Ch2**, cératohyal distal ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Hih**, hypohyal ; **Io**, infraorbitaire ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Rbr**, rayon branchiostège ; **Scl**, anneau sclérotique ; **S.clt**, supracleithrum ; **Sop**, sousopercule.

les bords inférieur et postérieur de l'os en formant un angle de 90° ; cette position semble être une autapomorphie pour les Aspidorhynchidae (Maisey 1991). Le canal donne de part et d'autre de nombreux canalicules très ramifiés (plus de trois fois) et ouverts à l'extérieur par un bouquet de pores. Cette disposition n'est pas un caractère lié à l'âge car on trouve la même ramification chez des individus de tailles différentes. Chez les autres genres de la famille, les canalicules du canal préoperculaire sont simples.

Série operculaire

Elle est caractérisée par l'absence d'interopercule.

Opercule (Op). (Figs 3, 4A, B, 6A, C, 11, 12) Il est presque une fois et demie plus haut que large, avec le bord ventral plus long que le dorsal et le bord postérieur fortement convexe.

Sousopercule (Sop). Petit et triangulaire, il est coincé entre le préopercule et l'opercule qui le recouvrent largement (Figs 6A, 12).

Interopercule. Je n'ai jamais observé celui décrit par Jordan (1921) malgré le grand nombre de spécimens examinés. Je considère que l'interopercule est absent chez *Vinctifer* comme chez tous les Aspidorhynchidae, et qu'il s'agit d'une disparition secondaire propre à la famille.

Rayons branchiostèges (Rbr). (Fig. 12) On en compte treize, entre le sousopercule et l'angle postéro-inférieur de la mandibule. Il n'existe aucune plaque gulaire.

Canaux sensoriels

Ces canaux sont remarquables par la profusion de petits canalicules dont la division est poussée à l'extrême, notamment sur le préopercule (Figs 6A, 10). Je n'ai jamais observé d'invasion par les canalicules des os normalement dépourvus de canaux.

Mâchoire supérieure (Figs 6A, C, 11, 13)

Maxillaire (Mx). Il est formé d'une partie antérieure, longue et effilée, et d'une grande plaque postérieure dont la massivité est accentuée par une courbure du bord oral dirigée vers le bas et vers l'arrière (Fig. 13). La pointe effilée double la moitié postérieure du prémaxillaire, elle est dépourvue de processus antérieur s'articulant sur la face interne du prémaxillaire, ce qui limite la mobilité de l'ensemble. Le maxillaire est libre vers l'arrière, il atteint les postorbitaires à peu près au niveau du milieu de l'orbite, mais est nettement séparé du préopercule. Il recouvre largement la partie postérieure de la mandibule. Le bord oral du maxillaire est denté sur presque toute sa longueur.

Supramaxillaire. Il n'y en a pas. Santos (1945, pl. 1, fig. 1 ; 1985c, pl. 1, fig. 2) figure un supramaxillaire chez *Vinctifer comptoni*, occupant l'angle postéro-supérieur du maxillaire. Par la suite, Santos (1990) cite comme caractère diagnostique de la famille « Vinctiferidae » la présence d'un supramaxillaire et figure chez *V. longirostris* un supramaxillaire ayant la forme, l'extension et la position de celui figuré chez *V. comptoni*. L'examen des espèces de *Vinctifer* ne m'a jamais permis de mettre en évidence un supramaxillaire indépendant. En revanche, il apparaît fréquemment qu'à la suite de la fossilisation, les os de la région palato-carrée se sont déplacés les uns par rapport aux autres. Le supramaxillaire décrit par Santos est en fait, au moins dans certains cas, la partie postérieure de l'ectoptérygoïde (obs. pers.). Le supramaxillaire est présent chez les autres genres d'Aspidorhynchidae. Son absence ainsi que la grande plaque postérieure du maxillaire sont des caractères autapomorphiques du genre *Vinctifer* (Brito 1988 ; Maisey 1991).

Mâchoire inférieure

Prédentaire (Pdt). (Figs 6A, C, 11, 13) Cet os médian coiffe les extrémités antérieures des deux mandibules. Il est denté, court, triangulaire, avec un bord oral à peine plus long que le bord postérieur. En dehors des Aspidorhynchidae, le prédentaire n'est présent que chez les Xiphiidae, Tetrapturidae (Firestone & Applegate 1968), et chez l'Ichthiodectidae *Saurodon*.

Mandibule. (Fig. 13) Elle est caractérisée par une symphyse relativement élevée, unie au prédentaire par une suture verticale, un processus coronoïde peu développé et situé en position reculée. Le dentalosplénial (Dsp) forme la majeure partie de la face latérale, l'angulaire (Ang, Fig. 14A, B) est réduit, le susangulaire n'a pas été observé et ne devait pas se présenter comme un élément indépendant. La fossette d'articulation pour le carré et pour le symplectique est située sur le bord supérieur de la mandibule à la base du processus coronoïde. Elle est limitée latéralement par l'angulaire et formée médialement par l'articulaire (Art). Un court processus prolonge la mandibule en arrière de la fossette : il est formé par l'articulaire et le rétroarticulaire (Rart, Fig. 14A, B). Ce dernier est également visible en vue latérale sous forme d'une mince lamelle doublant le bord postéro-inférieur de l'angulaire. Dentalosplénial et angulaire sont traversés par le canal mandibulaire qui sort à l'angle postéro-médian de l'angulaire.

FIG. 13. — *Vinctifer comptoni* : mâchoires en vue latérale d'après le spécimen MNHN BCE-240. **Ang**, angulaire ; **cmd**, canal mandibulaire ; **Den**, dentalosplénial ; **Mx**, maxillaire ; **Pden**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Rart**, rétroarticulaire.

Ornementation des os dermiques

Elle varie d'un os à l'autre et même d'un individu à l'autre ; elle est formée de rides et/ou de tubercules.

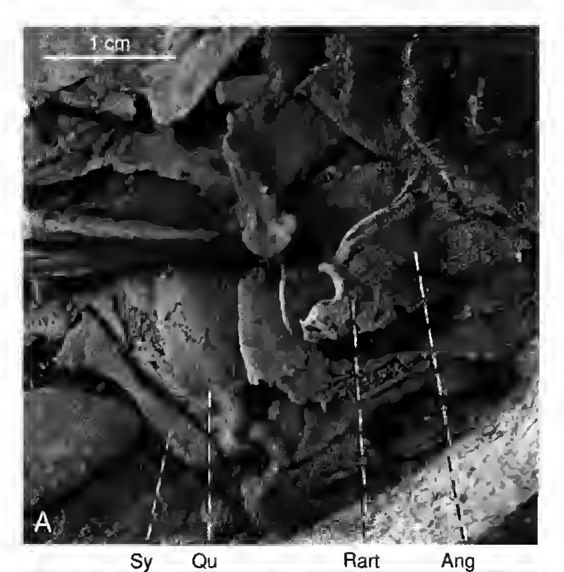
À part le rostral qui semble lisse, les os du toit crânien peuvent être ornementés par des stries bien marquées (*cf.* prémaxillaires) ou par de fortes rides ondulantes et convergentes, surtout sur les os postérieurs (*cf.* extrascapulaires et posttemporaux).

L'opercule présente des tubercules épars sur toute sa surface et des stries sur les bords postérieur et inférieur qui se retrouvent sur le sousopercule. Le préopercule porte des stries très marquées, surtout sur les bords postérieur et ventral ; elles se mélangent aux canalicules du canal préoperculaire, donnant un aspect rugueux à l'os.

Dans l'état actuel de nos connaissances, compte tenu des variations dues à l'âge et/ou aux varia-

tions individuelles, l'ornementation des os dermiques et des écailles de *Vinctifer* ne peut être utilisée comme caractère diagnostique de l'espèce.

Denture
La denture de marginale est très discrète. L'extrémité postérieure des prémaxillaires et les maxillaires sont garnis d'un seul rang de très petites dents, fines et pointues, dépourvues de capuchon d'acrodine. Le dentalosplénial et le prédentaire portent des dents un peu plus fortes. Une telle denture ne se retrouve que chez l'espèce *V. sweeti* de l'Albien d'Australie.



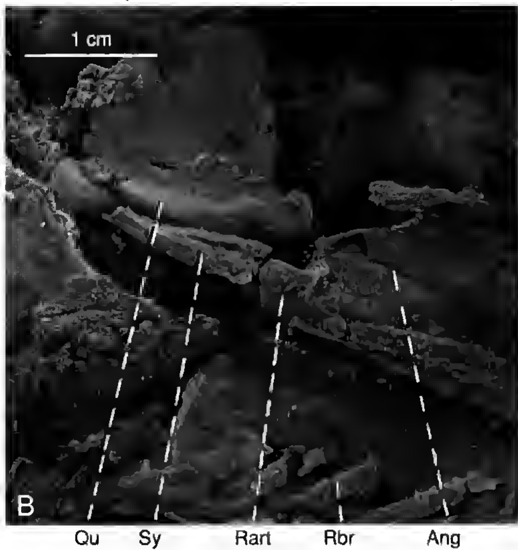


Fig. 14. — *Vinctifer comptoni*, rapports carré-symplectique ; **A**, DGM-1279-P ; **B**, PMB-UERJ 05. **Ang**, angulaire ; **Qu**, carré ; **Rart**, rétroarticulaire ; **Rbr**, rayon branchiostège ; **Sy**, symplectique.

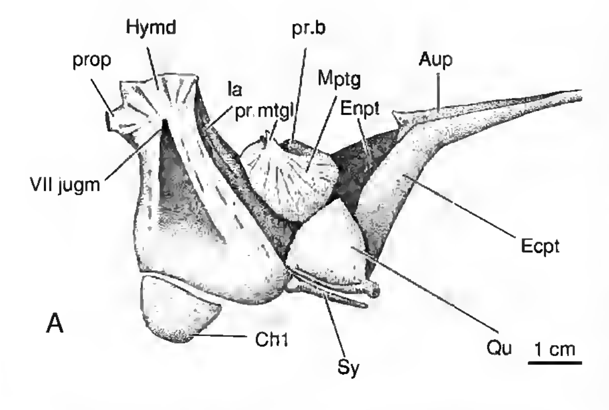
Suspensorium et arc hyoïde
La liaison mandibule-neurocrâne est assurée par l'hyomandibulaire, le carré et le symplectique (Figs 14, 15).

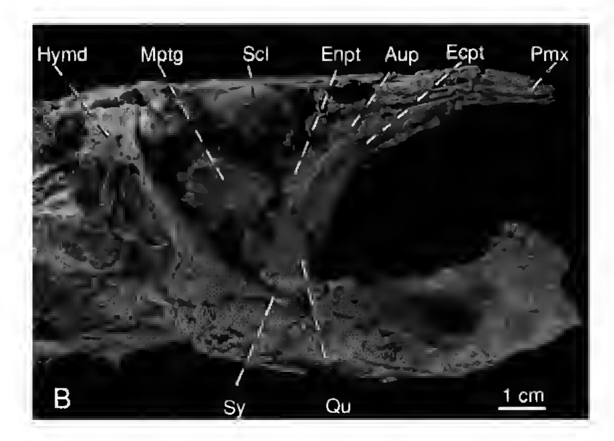
Hyomandibulaire (Hymd). Il est redressé, sa fossette d'articulation sur l'endocrâne étant horizontale et son extrémité distale légèrement orientée vers l'avant. La face latérale est parcourue par une crête saillante qui limite vers l'avant une grande lamelle antérieure (la) contre laquelle s'appuie le métaptérygoïde. Le bord postérieur porte un processus operculaire (pr.op) court et haut placé. Le corps de l'os est percé par le grand foramen livrant passage au tronc hyoïdéomandibulaire du nerf facial. L'extrémité distale présente une surface dirigée vers l'avant et le bas, sur laquelle s'appuient, d'avant en arrière, le carré et le symplectique, et une surface dirigée vers l'arrière, en contact avec le cératohyal proximal (Ch1, Fig. 15A). L'interhyal n'a pas été observé jusqu'ici, il pourrait avoir été cartilagineux. Le cératohyal distal (Ch2) est allongé et aplati latéralement, environ trois fois plus long que haut. Il est dépourvu de fenêtre, de canal ou de sillon pour le passage de l'artère efférente hyoïdienne. À l'avant, il s'articule avec l'hypohyal (Hih, Fig. 12).

Hypohyal (Hih). Un seul est présent. Sa taille diminue et il semble être accolé à son symétrique. Dorsalement, il présente une rainure sur sa partie supéro-médiane.

Aucun basihyal n'a été observé.

Carré (Qu). (Figs 14, 15) Triangulaire, il est dépourvu de processus postéro-ventral. Partiellement séparé du corps de l'os, il dépasse son bord supérieur tel qu'on le connaît chez les Teleostei. L'angle antéro-supérieur s'encastre dans une profonde encoche de l'ectoptérygoïde. Dorsalement, l'os est en contact avec le métaptérygoïde et l'hyomandibulaire. Le bord postéro-inférieur du carré se recourbe vers l'extérieur et forme un mur contre lequel bute le symplec-





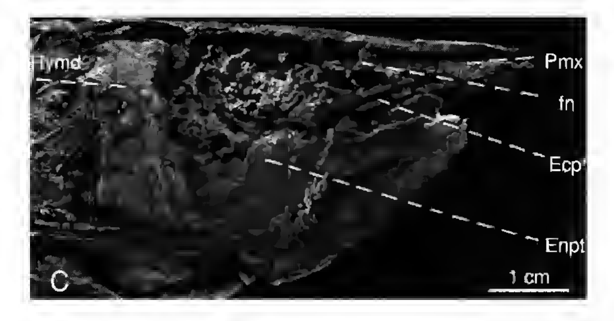


FIG. 15. — *Vinctifer comptoni* : **A**, suspensorium en vue latérale d'après les spécimens PMB-UERJ 03 et PMB-UERJ 63 ; **B**, région ptérygo-carrée (PMB-UERJ 03) ; **C**, région ptérygo-carrée (PMB-UERJ 63). **Aup**, autopalatin ; **Ch1**, cératohyal proximal ; **Ecpt**, ectoptérygoïde ; **Enpt**, entoptérygoïde ; **fn**, fosse nasale ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **la**, lamelle antérieure de l'hyomandibulaire ; **Mptg**, métaptérygoïde ; **Pmx**, prémaxillaire ; **pr.b**, processus basalis du métaptérygoïde ; **pr.mtgl**, processus métaptérygoïdien lateralis ; **prop**, processus operculaire ; **Qu**, carré ; **Scl**, anneau sclérotique ; **Sy**, symplectique ; **VII jugm**, tronc jugulohyomandibulaire du nerf facial.

tique. Le condyle articulaire est orienté vers le bas et vers l'avant.

Symplectique (Sy). Complètement indépendant du carré, il occupe une situation postéro-inférieure par rapport à ce dernier. C'est une fine tigelle élargie à l'extrémité qui atteint l'hyomandibulaire et dont la longueur n'excède pas celle du bord postérieur du carré (Fig. 15A).

Carré et symplectique s'articulent tous deux directement sur la mandibule (*contra* Gardiner *et al.* 1996), le premier dans la fossette d'articulation de la mandibule délimitée latéralement par l'angulaire et médialement par l'articulaire, le second immédiatement en arrière de la fossette à la limite de l'articulaire et du rétroarticulaire (Fig. 14).

Autopalatin (Aup). (Fig. 15A, B) Situé à la base du rostre, il est allongé et effilé vers l'avant avec un bord postérieur concave à peine plus élevé que le reste de l'os. Emboîté dans le bord dorsal de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde, il est à peine plus court que cette dernière. L'autopalatin est caractérisé par un méplat de son bord dorsal sur lequel reposent la « masse ethmoïdienne » et le tube prémaxillaire. J'ai indiqué la présence d'une surface articulaire pour le palatin située à la base de l'ethmoïde latéral (Brito 1992 : 135, pl. I, fig. 1). L'autopalatin tel qu'il vient d'être décrit confirme cette interprétation et la position reculée, à la base du rostre, de l'articulation palatine.

Ectoptérygoïde (Ecpt). (Figs 15, 16) Il comprend deux branches formant entre elles un angle d'environ 90° à 110°, la branche antérieure, légèrement plus allongée, se prolonge au-delà de l'autopalatin. La branche postérieure recouvre l'entoptérygoïde et est recouverte par le bord antérieur du carré. L'ectoptérygoïde porte des dents sur sa face interne. Un tel ectoptérygoïde en deux branches, allongé et denté, est présent chez les autres Aspidorhynchidae.

Métaptérygoïde (Mptg). (Figs 15A, B, 16) À peine plus long que haut, il est formé d'une plaque latérale, s'appuyant sur le carré, la lamelle antérieure de l'hyomandibulaire et l'entoptérygoïde, et d'une lamelle réfléchie, toutes deux séparées par une profonde encoche par laquelle passe le nerf trijumeau. Cette encoche délimite vers l'avant le processus basalis (pr.b) et vers

l'extérieur le processus métaptérygoïdien lateralis (pr.mtgl). Une disposition semblable est trouvée chez les autres Aspidorhynchidae, chez *Australosomus*, *Pachycormus*, *Lepidotes*, *Leptolepis coryphaenoides*, *Ascalabos*, *Leptolepides*, *Elops* et quelques Osteoglossomorpha actuels (Arratia & Schultze 1991). Je conviens avec Maisey (1991) que l'os figuré d'après un matériel restreint (Brito 1988, fig. 2), a été déplacé de sa position originelle.

Entoptérygoïde (Enpt). Il double le bord dorsal de l'ectoptérygoïde sans atteindre son extrémité antérieure et dépasse son bord postérieur. Il est appliqué contre la face interne du métaptérygoïde et, à un moindre degré, contre celle du carré. Postérieurement, il atteint l'angle antéro-inférieur du corps de l'hyomandibulaire (Fig. 15A, B). Au contraire des autres Aspidorhynchidae, la face interne de l'entoptérygoïde de *Vinctifer* semble être dépourvue de dents. Chez les actinoptérygiens, des entoptérygoïdes dépourvus de dents n'existent que chez les Acipensériformes et chez les Teleostei évolués (Arratia & Schultze 1991).

Arc branchial. Sa forme de panier bien développé suggère qu'il s'agissait d'un organisme filtrant.

Neurocrâne

L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* ont été publiés (Brito 1992). Sur le neurocrâne, j'ajouterai que selon des spécimens où le « rostre » est préservé, le parasphénoïde est plus allongé vers l'avant que celui décrit précédemment (Fig. 17).

L'endocrâne de cette espèce, au même titre que le neurocrâne des autres Aspidorhynchidae, est fortement ossifié, les sutures n'étant visibles que chez les jeunes individus. Dans ce cas, l'endocrâne comprend les unités suivantes : ethmoïdes latéraux, ptérosphénoïdes, autosphénotiques, prootiques, opisthotiques, autoptérotiques, intercalaires, épiotiques et exoccipitaux pairs, orbitosphénoïde, basisphénoïde, basioccipital et supraoccipital impairs.

La morphologie de la cavité endocrânienne est préservée grâce au remplissage naturel de cette cavité par la gangue calcaire.

L'étude de ce complexe permet d'analyser les relations phylétiques de *Vinctifer* et des Aspidorhynchidae au sein des Actinopterygii. Les résultats de ce travail posent certains problèmes quant aux interprétations des synapomorphies

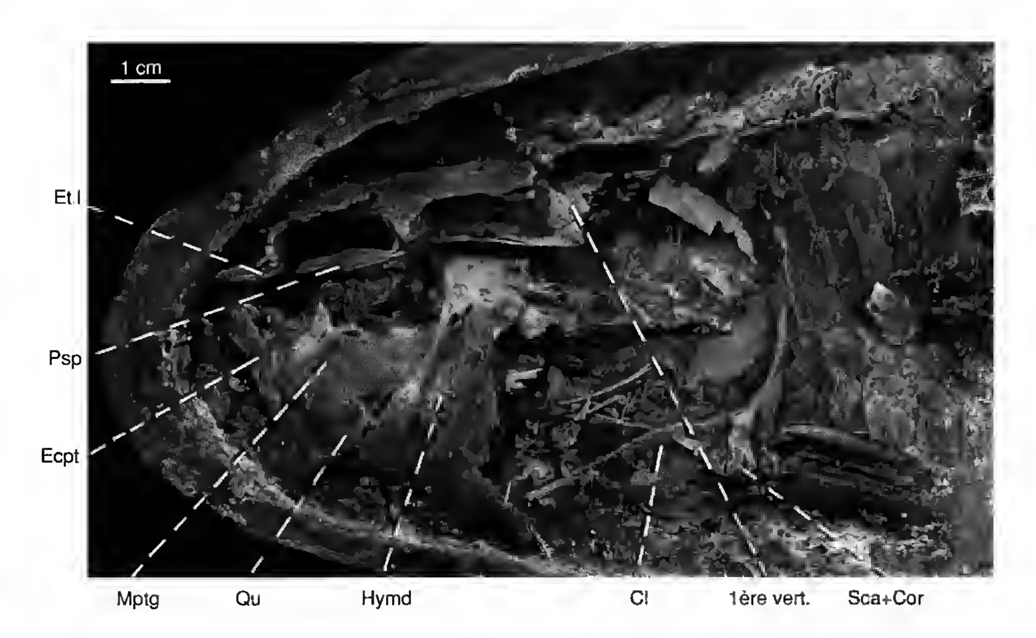


FIG. 16. — *Vinctifer comptoni* : vue générale du neurocrâne, région ptérygo-carrée et endosquelette de la nageoire pectorale (DGM-1234-P). **Cl**, cleithrum ; **Ecpt**, ectoptérygoïde ; **Et.l**, ethmoïde latéral ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Mptg**, métaptérygoïde ; **Psp**, parasphénoïde ; **Qu**, carré ; **Sca+Cor**, scapulo + coracoïde ; **1ère vert.**, première vertèbre.

téléostéennes relevées par Patterson (1977) chez les Aspidorhynchiformes, tels que les rapports entre la carotide interne et le parasphénoïde ainsi que l'importance d'un vomer impair. Toutefois, quelques caractères confirmés par Brito (1992) permettent, au moins en utilisant le complexe neurocrânien, de laisser les Aspidorhynchiformes parmi les Teleostei primitifs.

Squelette post-crânien

Colonne vertébrale. Elle comprend en tout soixante-cinq à soixante-douze vertèbres (Fig. 18A-C), en comptant les vertèbres dissimulées par l'opercule (± 4) et les centres participant au soutien de l'exosquelette caudal (cinq centres préuraux et trois centres uraux). Ces derniers seront traités avec l'endosquelette de la nageoire caudale.

L'écart entre les nombres minimum et maximum de vertèbres peut sembler anormalement élevé, représentant une variation de 9 à 10 % du nombre total de vertèbres. Une telle variation est comparable à celle de certains Teleostei primitifs tels qu'*Anguilla anguilla* chez lequel le nombre des vertèbres varie de 110 à 119 (Schmidt 1914).

Les centres sont entièrement ossifiés, plus hauts que longs, en forme de sablier, et présentent une très petite perforation notochordale (Fig. 18D). La paroi externe du centre vertébral est lisse, dépourvue de quilles longitudinales (Fig. 18E).

Chez les adultes, une vertèbre antérieure du tronc présente des arcs neuraux soudés au centre vertébral, constituant ainsi un canal neural fermé. Ce dernier supporte des épines neurales doubles, fines et allongées. Elles restent doubles jusqu'au niveau de la nageoire dorsale, soit jusqu'à environ la quarante-cinquième vertèbre. Chaque arc hémal est distinct du corps vertébral, double

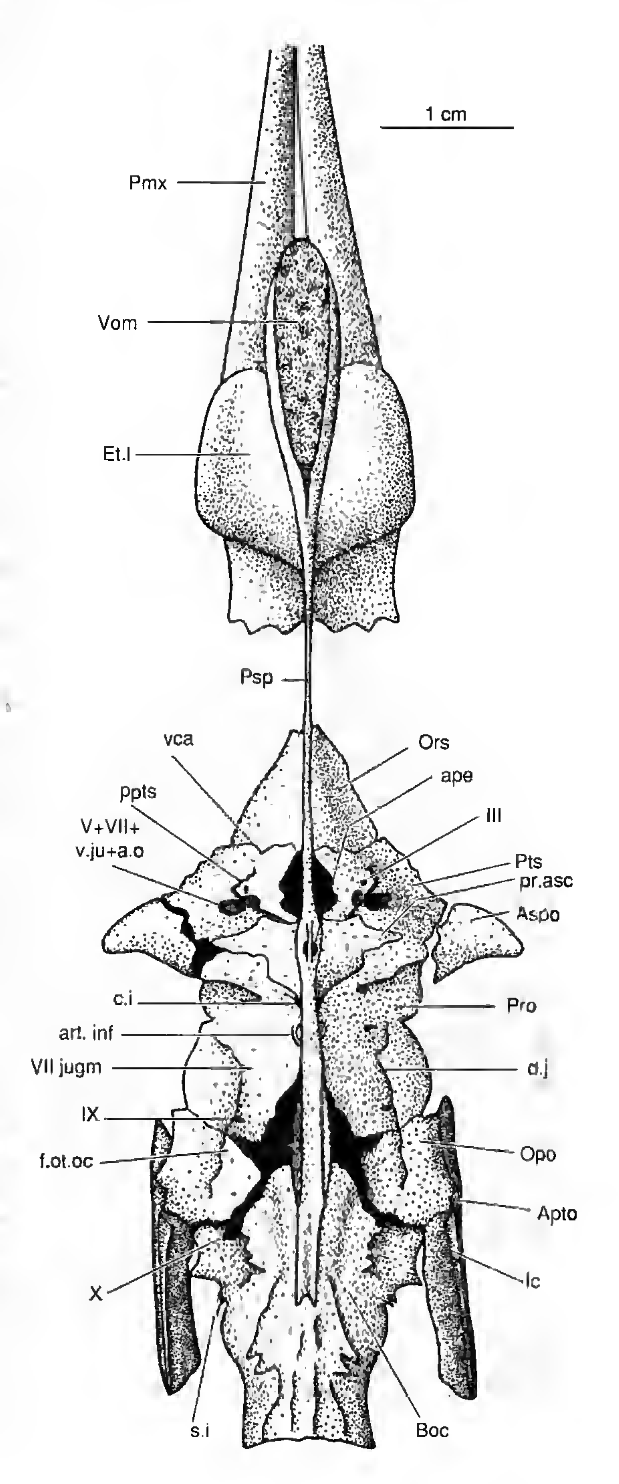


FIG. 17. — *Vinctifer comptoni* : neurocrâne en vue ventrale d'après le spécimen PMB-UERJ 04. **a.o.** foramen pour l'artère orbitaire ; **ape,** foramen pour l'artère pseudo-branchiale efférente ; **Apto**, autoptérotique ; **art. inf,** zone articulaire pour le premier infrapharyngobranchial ; **Aspo**, autosphénotique ; **Boc**, basioccipital ; **c.i**, foramen pour l'artère carotide interne ; **d.j**, dépression jugulaire ; **Et.l**, ethmoïde latéral ; **f.ot.oc**, fissure otico-occipitale ; **Ic**, intercalaire ; Nerfs : **III**, nerf moteur occulaire commun ; **V**, nerf trijumeau ; **VII**, nerf facial ; **VII jugm**, tronc jugulohyomandibulaire du nerf facial ; **IX**, nerf glossopharyngien ; **X**, nerf vague ; **Opo**, opisthotique ; **Ors**, orbitosphénoïde ; **Pmx**, prémaxillaire ; **ppts**, pédicule du ptérosphénoïde ; **pr.asc**, processus ascendant du parasphénoïde ; **Pro**, prootique ; **Psp**, parasphénoïde ; **Pts**, ptérosphénoïde ; **s.i**, zone d'insertion d'un septe intermusculaire ; **vca**, foramen pour la veine cérébrale antérieure ; **v.ju**, foramen pour la veine jugulaire ; **Vom**, vomer.

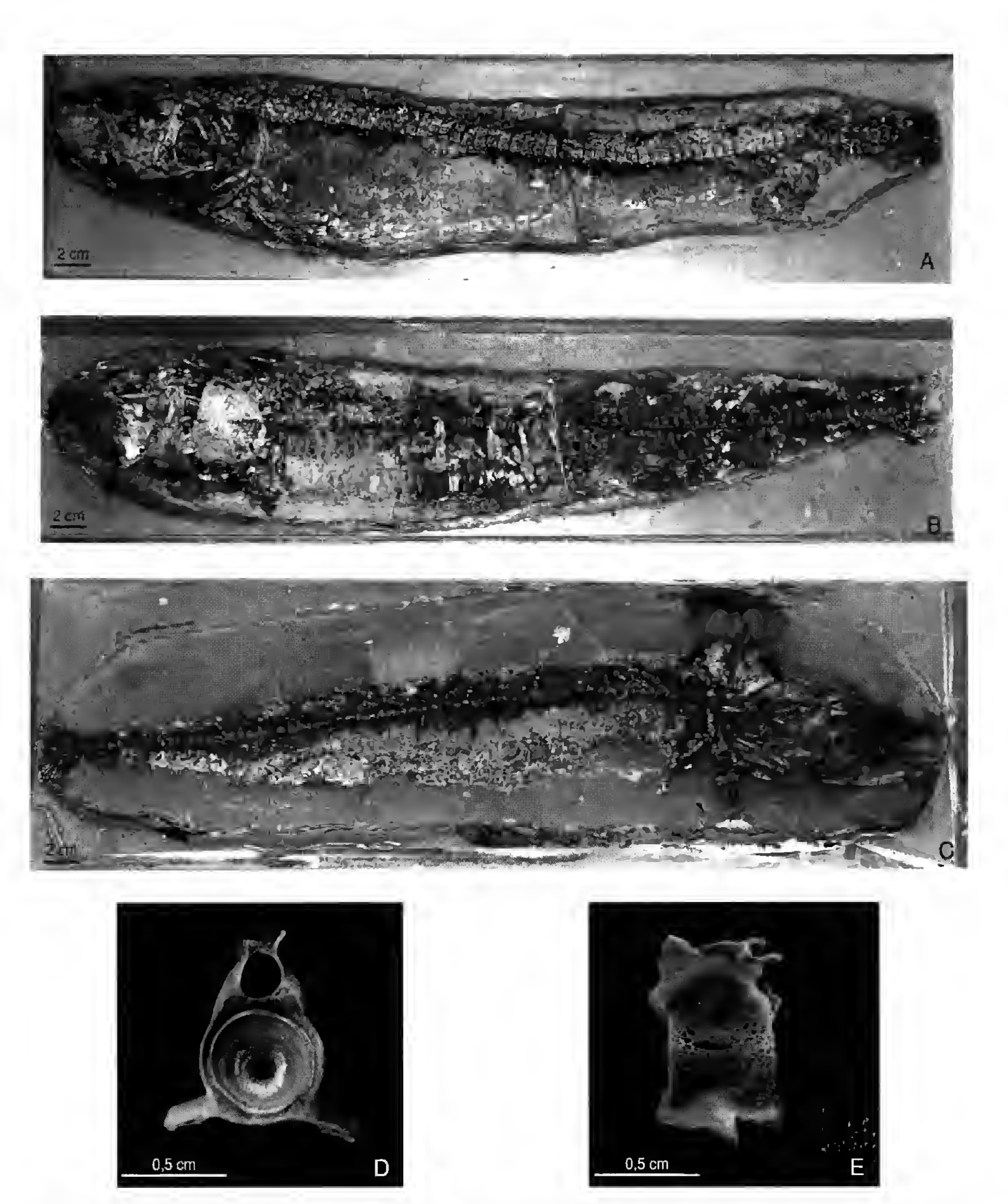


FIG. 18. — *Vinctifer comptoni* : **A**, vue générale du corps (AMNH 12868) ; **B**, vue générale du corps (AMNH 12827) ; **C**, vue générale du corps (AMNH 12392) ; **D**, vertèbre antérieure du tronc, vue frontale ; **E**, vertèbre antérieure du tronc, vue latérale.

toute la base de ce dernier, et porte en son milieu un fort processus sur lequel s'articule la côte dont la longueur n'a pu être précisée. Chez les jeunes, le canal neural reste ouvert vers le haut.
Je n'ai jamais observé d'épineuraux ou d'épipleuraux.

Nageoires paires

Nageoires pectorales. Outre le post-temporal, traité avec le toit crânien, la ceinture dermique de la nageoire pectorale comprend le supracleithrum et le cleithrum.

Supracleithrum (S.clt). (Figs 6A, 12) C'est un grand os triangulaire. La portion céphalique de la ligne latérale traverse la moitié dorsale, tous les pores s'ouvrant au-dessus du canal. Il est orné de stries parallèles à son bord postérieur.

Cleithrum (Cl). (Fig. 6A, C) Il comprend deux branches formant entre elles un angle d'environ 90°. La branche verticale est courte et étroite. La branche horizontale est longue, atteignant le niveau du préopercule ; elle est munie d'une forte lame réfléchie formant la paroi postérieure de la cavité branchiale. La portion exposée à l'extérieur est étroite et ornée de stries parallèles à son bord externe.
L'endosquelette de la ceinture scapulaire est très ossifié. Il est formé d'une seule pièce chez les adultes (Fig. 19A) ; en revanche on observe, chez les individus jeunes, trois ossifications indépendantes : la scapula, le coracoïde et le mésocoracoïde.

Scapula (Sca). (Fig. 19B) Petite, massive, elle est rétrécie en son milieu. Le bord antérieur est échancré par le foramen scapulaire qui reste ouvert vers l'avant. L'os entre en contact antérieurement avec le coracoïde à l'endroit où passe le foramen pour les rameaux nerveux de la région moyenne de la nageoire pectorale. Postérieurement, la scapula sert de point d'attache à la nageoire pectorale.

Coracoïde (Cor). Os le plus massif de l'endosquelette, il est accolé à la paroi interne de la branche horizontale du cleithrum et présente, vers l'avant, un long processus antérieur. Vers l'arrière, le coracoïde entre en contact avec le bord inférieur du mésocoracoïde.

Mésocoracoïde (Mcor). (Fig. 19C) Rectangulaire, il est appliqué ventralement au coracoïde. Il



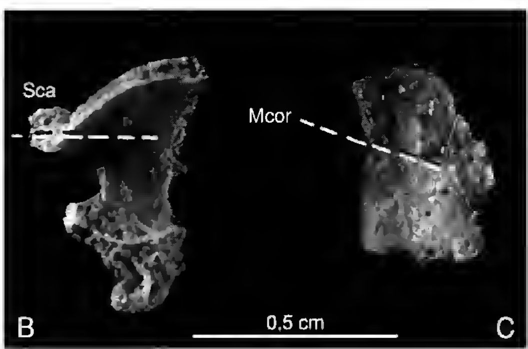


FIG. 19. — *Vinctifer comptoni* : **A**, scapulo-coracoïde droite (PMB-UERJ O5) ; **B**, vue interne de la scapula droite (PMB-UERJ 64b) ; **C**, vue externe du mésocoracoïde droit (PMB-UERJ 64b). **Cor**, coracoïde ; **Mcor**, mésocoracoïde ; **Sca**, scapula.

entre en contact antéro-dorsalement avec le cleithrum et postéro-dorsalement avec la scapula pour former l'arc mésocoracoïde, sous lequel passait le muscle dorsal de la nageoire pectorale.

Proptérygium (Propt). Avec quatre radiaux (Rd) en forme de petit sablier allongé, un proptérygium libre assure l'articulation des lépidotriches de la nageoire pectorale. Patterson (1977)

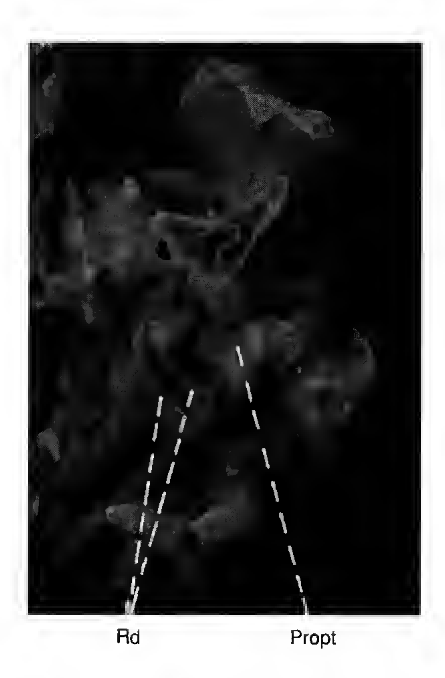




FIG. 20. — *Vinctifer comptoni*, photo stéréoscopique : proptérygium et radiaux de la nageoire pectorale droite (PMB-UERJ 64d). **Propt**, proptérygium ; **Rd**, radial.

a indiqué que le proptérygium de la pectorale des Aspidorhynchidae est fusionné au premier rayon de cette nageoire. Sur le spécimen PMB-UERJ 64 (Fig. 20), on remarque que le proptérygium est libre comme chez les Halecomorphii et les Pachycormidae (Jessen 1972, pl. 25, fig. 2 ; Arratia & Lambers 1996).

Rayons de la nageoire pectorale. Relativement courte, la nageoire pectorale est formée de sept rayons, dont l'antérieur est le plus robuste. Le bord d'attaque de la nageoire est dépourvu de fulcres. Les rayons sont contigus sauf à leur extrémité tout à fait distale. Ils sont segmentés uniquement sur le tiers distal de leur longueur. La première division longitudinale apparaît dans la région dorsale du rayon et divise le rayon primaire en deux rayons secondaires, l'un dorsal et étroit, l'autre ventral et plus large. Les divisions longitudinales successives, au moins quatre, sont très rapprochées et n'intéressent que les rayons larges.

Nageoire pelvienne. Petite et fragile, elle s'insère au niveau de la vingt-huitième rangée transversale d'écailles, un peu plus proche de l'anale que de la pectorale.

Ceinture pelvienne. Présentant une grande complexité dans sa forme et son relief, elle est composée d'une baguette proximale allongée, fine, de section arrondie, et d'une partie distale élargie en éventail avec un relief complexe du bord postérieur sur lequel les lépidotriches s'insèrent directement. La baguette proximale est dépourvue des ailes aplaties que l'on observe sur la plupart des plaques pelviennes. La partie distale est traversée par une crête longitudinale située dans le prolongement de la baguette osseuse. Un processus ovale latéral et un long processus interne se détachent de l'os, à la limite de ses deux composants (Fig. 21).

Il n'y a pas de métaptérygium ; tous les lépidotriches, au nombre de six, s'insèrent directement sur la plaque pelvienne.

Nageoires impaires

Nageoire dorsale. De forme triangulaire, elle comporte quinze lépidotriches dont les deux premiers ne sont ni articulés, ni dichotomisés. Quatre dichotomies successives de type classique (division du lépidotriche en deux parties équivalentes) s'observent à partir du troisième lépido-

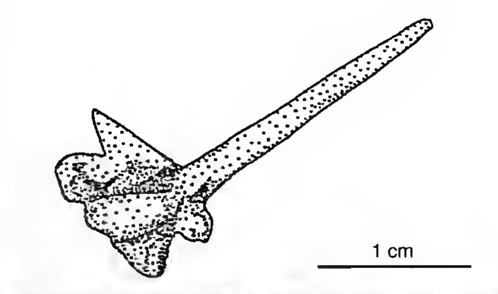
triche. Les troisième et quatrième lépidotriches sont les plus longs, les suivants diminuant progressivement de longueur jusqu'au dernier. L'endosquelette comprend deux séries d'éléments, les axonostes, longs et effilés, et les baséostes, petits, en forme de sabliet et formant entre eux un angle obtus. Les axonostes de *Vinctifer* se signalent par leur longueur : ils doublent les courtes épines neurales et atteignent presque les centres vertébraux.

Nageoire anale. Également de forme triangulaire, elle compte seize lépidotriches. La longueur maximale de la nageoire est atteinte par le cinquième d'entre eux, elle décroît à partir du septième. On dénombre quatre dichotomies successives pour les lépidotriches de la région antérieure, de même type que celles de la dorsale. Les éléments endosquelettiques de la nageoire anale sont comparables à ceux de la nageoire dorsale, également avec des axonostes particulièrement allongés.

Nageoire caudale

Elle est petite, nettement fourchue avec les deux lobes égaux (Fig. 4). Le lobe supérieur est composé d'avant en arrière de trois courts rayons insegmentés, de quatre rayons segmentés, le quatrième atteignant la longueur maximum, et de neuf rayons segmentés et dichotomisés. Le lobe inférieur comprend quatre rayons non segmentés, cinq segmentés, le cinquième atteignant la longueur maximum et dix segmentés et dichotomisés. Les vingt et un rayons signalés par Richter & Thomson (1989) comme caractéristiques de *V. comptoni* correspondent aux deux rayons segmentés transversalement et atteignant le maximum de longueur (= rayons marginaux de Richter & Thomson) plus les dix-neuf rayons dichotomes. Chez *V. comptoni* le nombre des lépidotriches principaux de la caudale semble effectivement fixe.

L'endosquelette de la nageoire caudale de *Vinctifer*, et des autres Aspidorhynchidae, est peu connu, soit à cause de la mauvaise conservation, soit parce que les fulcres et la base des rayons cachent les éléments endosquelettiques. La présente réinterprétation de l'endosquelette caudal est fondée sur quatre spécimens préparés à l'acide, et dont les lépidotriches d'un côté ont été



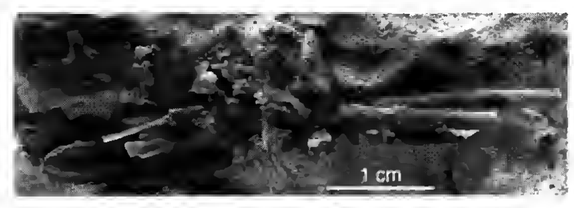


Fig. 21. — *Vinctifer comptoni* : ceinture pelvienne d'après le spécimen BHN2P-2.

enlevés. L'endosquelette caudal comprend huit centres distincts, cinq préuraux (Pu 5-1) et trois centres uraux, les deux premiers (U1 + U2) étant fusionnés, ce qui n'est pas le cas des individus jeunes où les centres U1 et U2 sont individualisés. La flexion dorsale du rachis est nette à partir de U1.

Vertèbres préurales. En règle générale, les centres préuraux (Pu) sont ossifiés, les arcs neuraux et hémaux leur étant alors fusionnés (Figs 22, 23). Dans ce cas, ces centres décroissent en dimension et en degré d'ossification vers l'extrémité caudale (Fig. 23A, B). Toutefois, un nombre non négligeable de spécimens présentent des centres vertébraux préuraux non ossifiés et cela indépendamment de l'âge.

Il existe cinq paires d'arcs neuraux et d'arcs hémaux correspondant aux centres préuraux, que ceux-ci soient ossifiés ou non (Figs 22, 23). Lorsque ces derniers existent, les arcs neuraux et hémaux leur sont fusionnés. Tous les centres préuraux supportent des épines neurales (n.Pu) complètes mais diminuant progressivement vers l'arrière. Les épines hémales (h.Pu) sont élargies par rapport aux épines libres qui les précèdent, et deviennent progressivement plus courtes.

Vertèbres urales. Comme les vertèbres préurales, elles peuvent être bien ossifiées ou pas du tout. Ces centra sont orientés vers le haut, à partir de U1. Les centres uraux 1 et 2 sont fusionnés. La

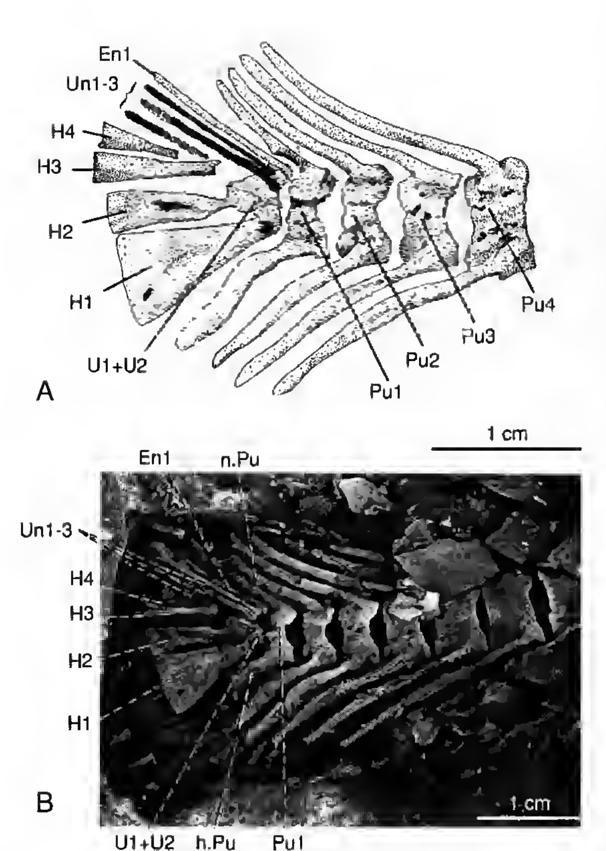


FIG. 22. — *Vinctifer comptoni* ; **A**, **B**, endosquelette de la nageoire caudale (spécimen PMB-UERJ 50). **En**, épine neurale ; **H**, hypural ; **h.Pu**, épine hémale d'une vertèbre préurale ; **n.Pu**, épine neurale d'une vertèbre préurale ; **Pu**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uroneural.

première vertèbre urale supporte un arc neural plus étroit que ceux qui le précèdent, développé seulement au-dessus de U1 et prolongé par un épine neurale allongée (En1), complète, semblable à celles des vertèbres préurales. La deuxième vertèbre urale (U2) ne supporte pas d'épine neurale.

Hypuraux. Le nombre total d'hypuraux atteint quatre (H1-4), le premier et le second occupant une position infradiastémique et étant associés au même centrum (U1 + U2). Cette disposition est un caractère typiquement téléostéen (Patterson 1968). L'hypural 1, le plus robuste (H1), est triangulaire et possède une extrémité distale très élargie ; l'hypural 2 (H2) est moins développé. L'hypural 3 (H3) diminue de longueur et d'épaisseur et est fusionné avec le centre ural 3 ; et l'hypural 4 (H4) est le plus petit et n'est, apparemment, associé à aucune ossification urale.

Uroneuraux. Trois paires d'uroneuraux (Un1-3) sont présentes. L'uroneural 1 (Un1), fin et étiré, atteint le centrum de la première vertèbre préurale. Le second uroneural (Un2), aussi long que le premier, ne dépasse pas le bord antérieur de U1 + U2. L'uroneural 3 (Un3), nettement le plus étroit et le plus court, atteint le bord postérieur de U1 + U2.

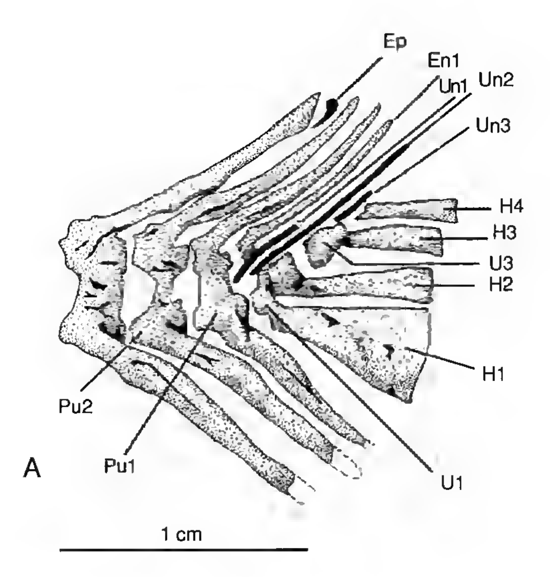
De petites baguettes incomplètes (les extrémités ne sont pas conservées) et impaires, associées aux extrémités distales des épines neurales de la vertèbre préurale 4 et des vertèbres qui lui font suite, pourraient être interprétées comme des épuraux (Ep, Fig. 23A, B). Je n'ai jamais observé plus de deux de ces éléments sur un même spécimen mais comme ils sont associés au moins aux épines neurales 2 à 4, leur nombre a pu monter à trois, voire plus.

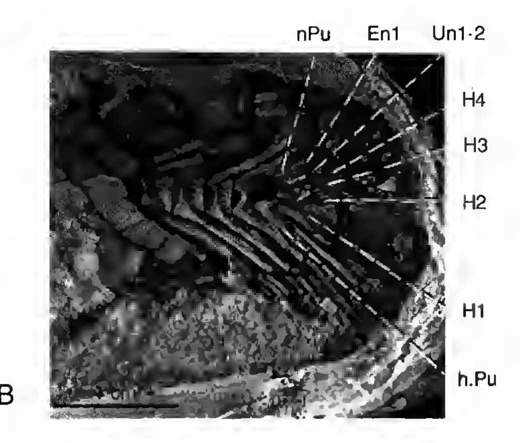
Dans l'ensemble, à quelques détails près, l'endosquelette caudal est proche de ce que Maisey (1991) a figuré (nombre des éléments épi- et hypochordaux, développement des épines neurales et hémales). Les différences portent sur le degré d'ossification des centres vertébraux (variations individuelles), la fusion des arcs neuraux et hémaux avec les centres, la forme et l'extension des uroneuraux. Par la présence d'uroneuraux pairs, cette disposition de l'endosquelette caudal est typiquement téléostéenne.

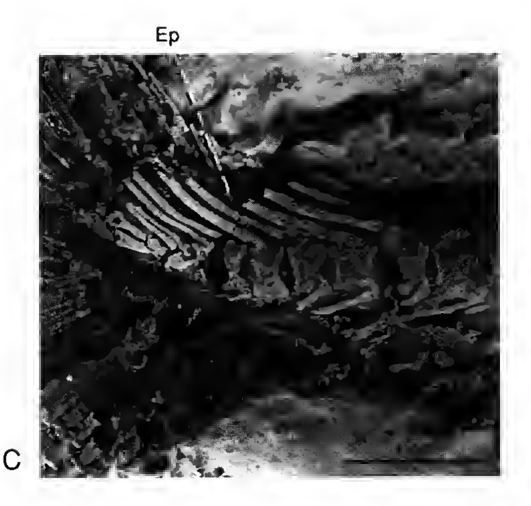
Écailles

Disposées en rangées longitudinales (Figs 3, 4), elles sont épaisses, recouvertes de ganoïne, lisses ou ornementées de rides et de stries suivant les régions du corps considérées. Chaque écaille s'articule, par un processus de son bord dorsal, dans une dépression du bord ventral interne de l'écaille qui lui est supérieure (articulation « *peg and socket* » ou « tenon et mortaise » en français). Chaque écaille recouvre fortement les écailles qui lui sont postérieure et inférieure.

Les flancs sont couverts de trois rangées longitudinales d'écailles hypertrophiées. La rangée médiane est la plus importante, formée d'écailles quatre à cinq fois plus hautes que larges, qui sont traversées par la ligne latérale principale dans leur







quart supérieur. Ces écailles diminuent de hauteur vers l'arrière. Au niveau du pédoncule caudal, elles sont à peine plus hautes que larges.

Les rangées immédiatement supérieure et inférieure sont formées d'écailles deux fois plus hautes que larges dans la région antérieure du corps. Elles diminuent de hauteur de l'avant vers l'arrière, si bien qu'elles sont aussi hautes que larges dans la région caudale.

La région dorsale est couverte de deux rangées de petites écailles à peine plus hautes que larges, et de la rangée d'écailles faîtières. Ces dernières sont hexagonales, à bord postérieur arrondi et articulées sur les rangées d'écailles droite et gauche par l'intermédiaire de la pointe caractéristique de l'articulation « *peg and socket* ».

Dans la région ventrale, on trouve cinq rangées de petites écailles rectangulaires plus larges que hautes. La rangée d'écailles faîtières ventrales n'a pas été observée.

L'ornementation des écailles est très variable. Celles du flanc peuvent être lisses ou ornées de rides parallèles au bord postérieur de l'écaille et/ou de tubercules dispersés sur toute la surface. Les écailles plus dorsales ainsi que les écailles faîtières portent des rides ondulées tandis que les écailles ventrales sont lisses. Les variations de l'ornementation sont liées à la position de l'écaille sur le corps et à des variations individuelles indépendantes de l'âge du spécimen.

Un spécimen (collection privée) montre des anomalies concernant la forme et la disposition des écailles. La régularité des trois rangées longitudinales du flanc, celle de la ligne latérale principale et de deux rangées immédiatement supérieures et inférieures, est perturbée juste en avant de la nageoire anale. Sur une longueur correspondant à cinq ou six rangées transversales d'écailles, on observe une multiplication et une distribution chaotique des écailles, alors de forme irrégulière et plus petites, la hauteur de chacune d'entre elles représentant un huitième à deux tiers de celle d'une écaille non modifiée de la ligne latérale principale. Il semble qu'il s'agisse là d'un phéno-

FIG. 23. — *Vinctifer comptoni*, endosquelette caudal : **A**, **B**, spécimen PMB-UERJ 51 ; **C**, spécimen BHN2P-2. **En**, épine neurale ; **Ep**, épural ; **H**, hypural ; **h.Pu**, épine hémale d'une vertèbre préurale ; **n.Pu**, épine neurale d'une vertèbre préurale ; **Pu**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uroneural.

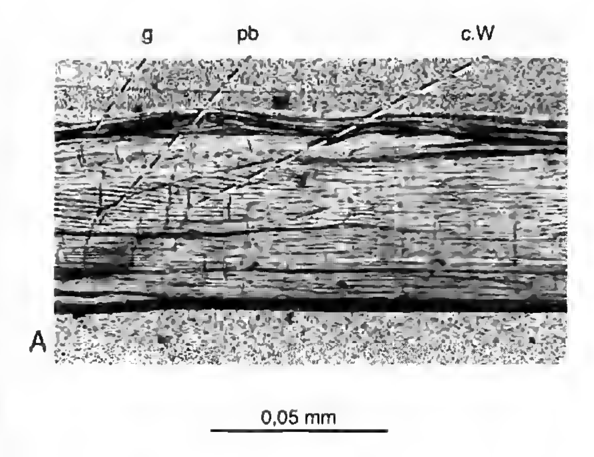
mène pathologique avec reconstitution des écailles du vivant de l'animal à la suite d'un choc ou d'une morsure.

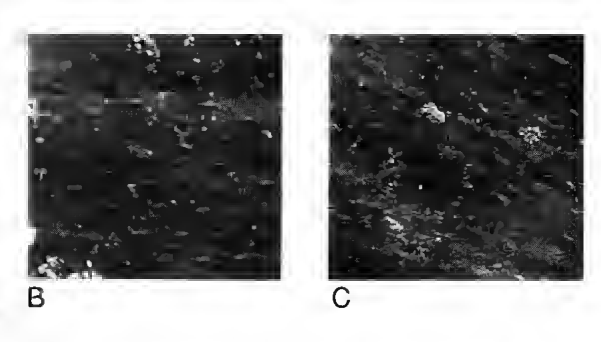
Microstructure des écailles. En coupe sagittale, les écailles sont constituées d'une plaque basale osseuse recouverte par une couche de ganoïne pluristratifiée, toutes deux traversées par des canalicules de Williamson (Fig. 24A). Elles sont donc de type lépisostéoïde (Schultze 1966). La couche la plus profonde (plaque basale) est épaisse, pratiquement avasculaire et constituée d'os cellulaire. La couche superficielle, pluristratifiée et acellulaire, est constituée de ganoïne. Une structure histologique identique a été retrouvée chez les autres espèces de *Vinctifer* et chez *Belonostomus* (*B. tenuirostris*, *B. munsteri*). Schultze (1966) a noté l'absence de ganoïne sur les écailles d'*Aspidorhynchus*. Ce caractère, ultérieurement utilisé par divers auteurs (Richter & Thomson 1989 ; Maisey 1991), a été ici confirmé.

L'étude de la surface externe de la ganoïne au microscope électronique à balayage montre la présence, classique pour les écailles du type ganoïde, de tubercules microscopiques (Fig. 24B, C) qu'il ne faut pas confondre avec les tubercules d'ornementation. Chez *Vinctifer*, les tubercules sont très petits (environ 4,0 µm) et les espaces relativement grands (environ 7,0 µm).

Ces caractéristiques morphologiques ont été proposées comme des caractères utilisables pour la définition des familles, des genres et même des espèces (Gayet & Meunier 1986 ; Gayet *et al.* 1988 ; Meunier & Gayet 1992). J'ai essayé d'utiliser ces caractères de la ganoïne pour l'identification spécifique de *Vinctifer* (*V. comptoni* et *V. longirostris*). Les mesures relevées sur des écailles de la même région du corps (écailles de la ligne latérale principale correspondant à la troisième ou à la quatrième rangée transversale d'écailles) chez les deux espèces sont comparables et, dans ce cas précis, ne peuvent être utilisées (Fig. 24B, C).

Une caractéristique importante de *V. comptoni* concerne la présence d'un grand nombre d'odontodes implantés sur la surface externe et le long des bords libres des écailles, au moins dans la région caudale (Fig. 24D). Ces odontodes, minuscules (0,1 à 0,3 mm) et en forme de crochets, tous dirigés vers l'arrière, s'articulent à la





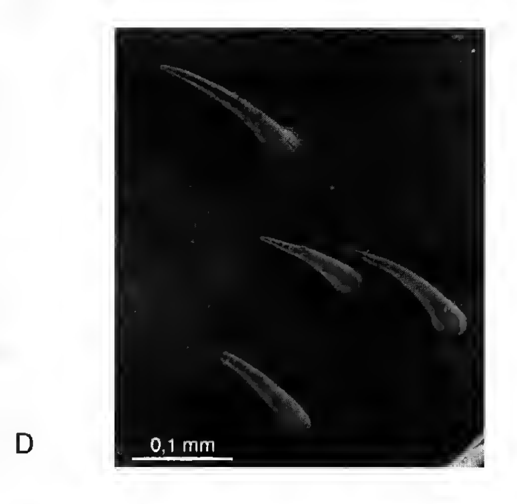


FIG. 24. — **A**, lame mince d'une écaille de *Vinctifer comptoni*, en lumière naturelle ; **B**, *V. comptoni*, détail des tubercules de ganoïne de la surface d'une écaille latérale du tronc au microscope électronique à balayage ; **C**, *V. longirostris*, détail des tubercules de ganoïne de la surface d'une écaille latérale du tronc au microscope électronique à balayage ; **D**, *V. comptoni*, détail des odontodes de la surface d'une écaille latérale de la partie postérieure du tronc au microscope électronique à balayage. **c.W**, canal de Williamson ; **g**, ganoïne ; **pb**, plaque basale osseuse.

surface des écailles dans de petites cupules arrondies, auxquelles ils devaient être reliés par des ligaments. Des odontodes similaires sont connus sur les bords postérieurs des écailles des Polyptéridae actuels et sur la surface externe des écailles chez les individus jeunes de Lépisostéidae actuels (Meunier 1995, comm. pers.) ainsi que sur d'autres Actinopterygii primitifs (Schultze 1992, comm. pers.).

ESPÈCE MISE EN SYNONYMIE AVEC *V. comptoni*

Vinctifer punctatus Santos, 1985b

Vinctifer sp. Santos, 1976 : 788.
Vinctifer longirostris Brito, 1984 : 289 (nommé seulement).
Vinctifer punctatus Santos, 1985b : 147, pl. 1, figs 1-3.

HOLOTYPE. — DBAV-UERJ, PZ 20 a, b.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Muribeca, Crétacé inférieur, Aptien/Albien, État d'Alagoas, Brésil.

DISCUSSION

L'espèce *V. punctatus* a été fondée par Santos (1985b) pour un exemplaire unique dont le rostre et la partie caudale du corps ne sont pas conservés.

La diagnose présentée par cet auteur concerne :

1. Des caractères trouvés chez l'espèce-type du genre tels que : orbite petite, située au milieu de la longueur de la tête, sans le rostre ; opercule occupant le quart de la longueur de la tête mesurée jusqu'au bout de la mandibule ; mandibule robuste, avec des dents minuscules disposées en une série unique, simple ; origine des nageoires pelviennes située au début du troisième tiers de la région thoracico-abdominale ; origine de la nageoire dorsale au niveau de celle de l'anale ; écailles de la série centrale des flancs du corps hautes (trois fois plus hautes que les écailles de la série inférieure).

2. Des caractères mineurs : os de la tête ornés essentiellement de petits tubercules dispersés ou disposés sur la ligne de croissance des os ; les écailles des trois séries principales des flancs également ornées de tubercules minuscules apparemment disposés en rangs dans le sens de la hauteur de l'écaille.

3. Un caractère non observé (« rostre apparemment court »).

REMARQUES

Dans sa conclusion, Santos (1985b) considère que *V. punctatus* est aisément reconnaissable à l'ornementation en petits tubercules des os de la tête et des écailles des flancs du corps (Santos 1985b, pl. 1, fig. 2). En raison des grandes variations de l'ornementation des os dermiques et des écailles de *V. comptoni*, ce caractère ne me semble pas déterminant.

Le rostre « apparemment court » décrit et figuré par Santos (1985b, pl. 1, fig. 1a et Fig. 25A du présent travail) n'est pas un caractère distinctif puisque cette région n'est pas conservée (Fig. 25B). En l'absence d'autapomorphies, je considère que *V. punctatus* Santos, 1985b est synonyme de *V. comptoni*. De plus, *V. punctatus* de la Formation Muribeca est associé à des taxons caractéristiques du Crétacé inférieur du Brésil et communs à tous les Bassins (*Cladocyclus*, *Dastilbe*, Clupéomorphes). La Formation Riachoelo, du même Bassin de Sergipe-Alagoas, a fourni une faune identique à celle du Bassin d'Araripe (déjà citée par Santos 1985a), et elle est apparemment très proche de celle de la Formation Muribeca, voire identique. Il ne faut donc pas s'étonner de la mise en synonymie de *V. punctatus* et *V. comptoni*.

AUTRES ESPÈCES DE *Vinctifer*

Vinctifer longirostris Santos, 1990

Vinctifer longirostris Santos, 1972 : 33, *nomen nudum* ; 1990 : 251, fig. 1, pls 1, 2.
Vinctifer sp. Viana, Brito *et* Silva-Telles, 1989 : 210, fig. 4.

HOLOTYPE. — Numéro 460-P DGM.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Marizal (Aptien) du bassin de Tucano, État de Bahia, et dans les argiles noires de la partie inférieure de la Formation Santana (Albien) du bassin d'Araripe.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Vinctifer* de taille moyenne atteignant une longueur d'environ 45 cm ; prémaxil-

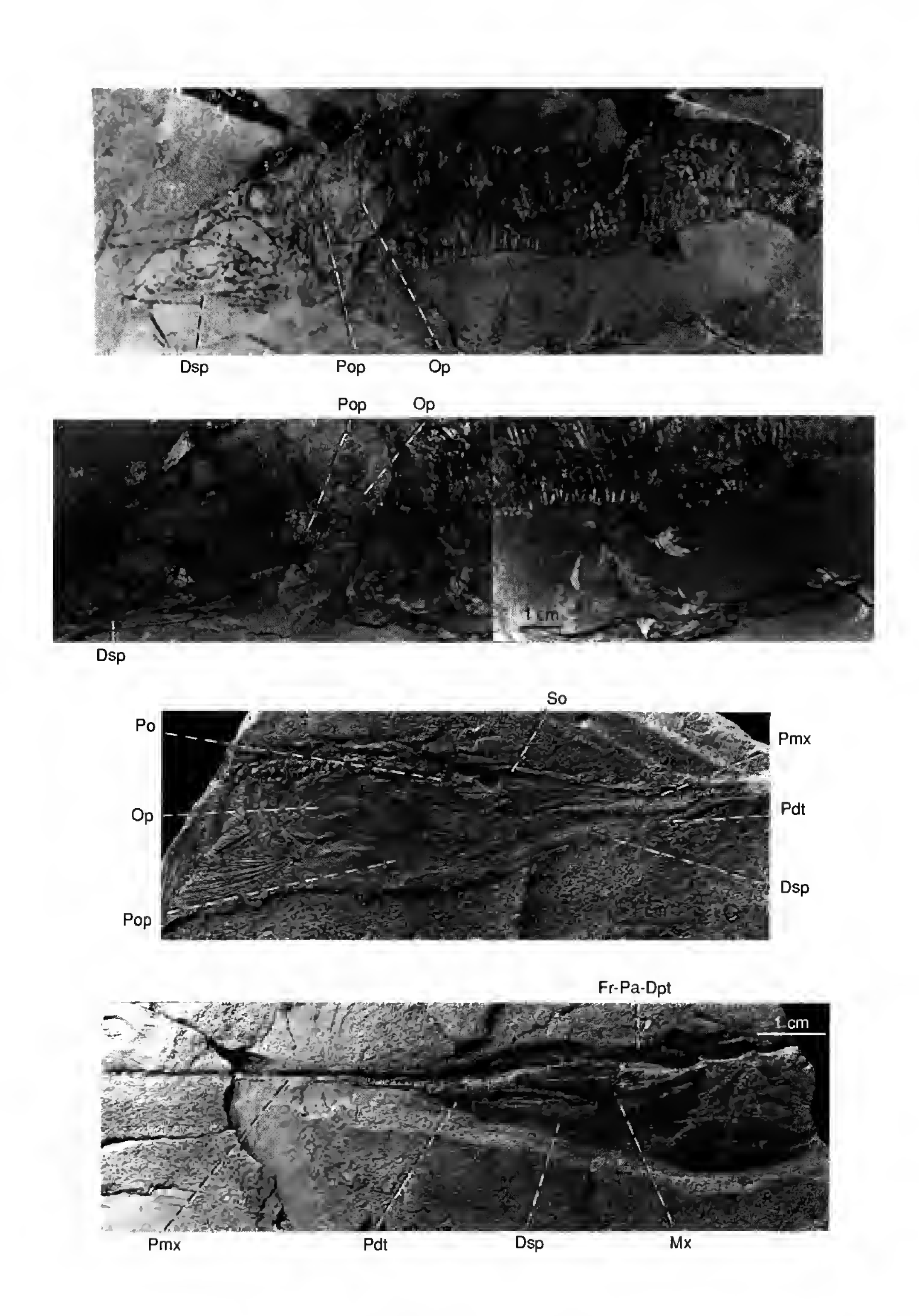


FIG. 25. — **A**, vue générale du corps de *Vinctifer punctatus* (DBAV-UERJ, PZ 20a) figurée par Santos (1985b, pl. 1, fig. 1a) ; **B**, vue générale du corps du même spécimen (DBAV-UERJ, PZ 20a) ; **C**, **D**, *Vinctifer longirostris*, vue générale de la tête (DGM-462-Pa, b). **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **So**, supraorbitaire.

laires très allongés, correspondant à la moitié de la longueur totale du crâne ; prédentaire allongé, deux fois et demi plus long que haut, représentant un tiers de la longueur du dentalosplénial ; prémaxillaire édenté ; dents maxillaires et mandibulaires fortes, celles du prédentaire plus importantes que les autres ; os dermiques et écailles lisses.

Discussion

Tous les spécimens de cette espèce étant incomplets, la description de ce taxon est essentiellement fondée sur des caractères crâniens.

V. longirostris se différencie des autres espèces de *Vinctifer* par la présence : (1) d'un rostre très allongé (Fig. 25D) ; (2) d'un grand prédentaire, de longueur équivalente au tiers de celle de la mandibule ; (3) de dents fortes et par les dents du prédentaire, plus développées que celles des autres os des mâchoires (Fig. 25C, D). L'exosquelette de la nageoire caudale n'est connu que sur un spécimen. La nageoire, fourchue et équilobie, est composée de vingt rayons principaux (les deux marginaux compris). L'endosquelette n'est pas connu. Alors que Santos (1990 : 252 et figure du texte 1) signale la présence d'un supramaxillaire, je n'ai jamais observé de suture à l'angle postéro-supérieur du maxillaire, isolant un supramaxillaire. Comme chez *V. comptoni* le maxillaire présente une plaque postérieure élevée (autapomorphie du genre) correspondant au maxillaire isolé figuré par Santos (*cf.* pl. 1, fig. 2 de son article) et à l'ensemble maxillaire plus supramaxillaire indiqué par son dessin.

Remarques

Moody & Maisey (1994) ont signalé *V. longirostris* dans les argiles noires de la partie inférieure de la Formation Santana. Le spécimen figuré par Viana *et al.* (1989 ; Fig. 26 du présent travail)



Fig. 26. — *Vinctifer longirostris* : vue générale du corps (DGM-1332-P). **Dsp**, dentalosplénial ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Mx**, maxillaire ; **Pmx**, prémaxillaire.

sans détermination spécifique, est ici rapporté à *V. longirostris* dont il présente les caractères du prédentaire et de la dentition.

Vinctifer sweeti (Etheridge *et* Woodward, 1892)

Belonostomus sweeti Etheridge *et* Woodward, 1892 : 1, pl. 1, figs 1-7.
« *Belonostomus* » *sweeti* Maisey, 1993 : 439. – Moody & Maisey 1994 : 4.
Vinctifer sweeti Turner 1993 : abstract.

HOLOTYPE. — BMNH P-62533.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Rolling Downs, Crétacé inférieur, Albien, Queensland, Australie.

REMARQUES
L'espèce australienne, rapportée lors de sa création au genre *Belonostomus*, est aujourd'hui considérée comme un *Vinctifer* (Bartholomai comm. pers. ; Turner 1993). L'étude de *V. sweeti* est le sujet d'un travail en préparation mené par le Dr. Alan Bartholomai du Queensland Museum en Australie, qui m'a aimablement fourni les photographies présentées ici (Fig. 27). Woodward (1895) a déjà noté la grande similitude dans la forme et les proportions de l'espèce australienne avec *Vinctifer comptoni*. Toutefois, il

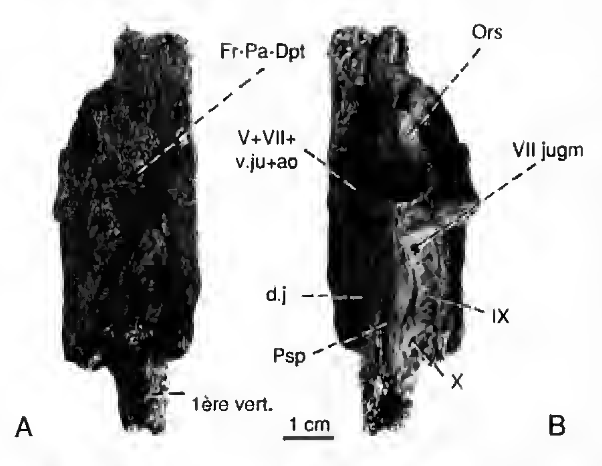


FIG. 27. — *Vinctifer sweeti*, spécimen Rb 7321-2 : **A**, toit crânien ; **B**, vue ventrale du neurocrâne. **d.j**, dépression jugulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; Nerfs : **V+VII+ v.ju+ao**, nerf trijumeau + nerf facial + foramen pour la veine jugulaire + foramen pour l'artère orbitaire ; **VII jugm**, tronc jugulohyomandibulaire du nerf facial ; **IX**, nerf glossopharyngien ; **X**, nerf vague ; **Ors**, orbitosphénoïde ; **Psp**, parasphénoïde ; **1ère vert.**, première vertèbre.

a admis la validité de l'espèce fondée uniquement sur l'ornementation des écailles. J'ai examiné le neurocrâne de *V. sweeti* (Brito 1992, pl. 2, figs 4, 5), ainsi qu'une partie des os dermiques du crâne et le suspensorium. À part ses plus grandes proportions, je n'ai trouvé aucune différence avec *V. comptoni* et, à plus forte raison, aucune autapomotphie permettant la séparation des espèces.

Vinctifer araripensis Santos, 1994

Vinctifer longirostris Santos, 1972 : 34, figs 3, 4, pls 1-3. *nomen nudum.*

HOLOTYPE. — Numéro 811-P, DGM.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Formation Santana (Albien) du bassin d'Araripe.

DISCUSSION
Comme je n'ai examiné aucun spécimen de cette espèce, les commentaires suivants s'appuient sur les seules données issues de la littérature. Dans sa description de *V. araripensis*, Santos (1994) indique comme caractères diagnostiques : (1) petite taille (22 cm de longueur totale) ; (2) tête d'environ un tiers de la longueur totale du corps ; (3) rostre fin et allongé, se prolongeant très en avant de la symphyse mandibulaire ; (4) longueur du rostre une fois et demie supérieure à celle de la mandibule ; (5) prédentaire deux fois et demie plus petit que le dentaire ; (6) os du crâne (à l'exception de la série operculaire et du rostre) sans ornementation ; (7) opercule avec stries parallèles aux bords ; (8) rostre avec des stries longitudinales ; (9) grandes dents, rectilignes et pointues ; (10) dents du prémaxillaire davantage développées ; (11) deux rangées d'écailles hautes sur les flancs, celles de la rangée inférieure correspondant au tiers de la hauteur des écailles de la rangée supérieure ; (12) écailles latérales du corps avec le bord postérieur sans striation ; (13) ornementation des écailles constituée de lignes concentriques avec une crête médiane verticale dirigée vers le processus supérieur de l'articulation (« *peg* »).
On constate que :
1. Les caractères 2, 3, 7 et 8 sont des caractères génériques de *Vinctifer*.
2. Les caractères 11 et 12 semblent être d'impor-

tance mineure. Les deux rangées d'écailles hautes correspondent à la rangée de la ligne latérale principale et à la rangée longitudinale qui lui est immédiatement inférieure. Chez les autres espèces du genre, comme très probablement chez *V. araripensis*, la rangée immédiatement supérieure est elle aussi élevée. Je considère donc que le caractère 11 est lui aussi propre à *Vinctifer*.

3. Les caractères 1, 4, 5, 6, 9, 10 et 13 justifient la création du nouveau taxon. Deux d'entre eux, les caractères 10 et 13 (présence de dents sur les prémaxillaires et présence d'une crête médiane verticale dirigée vers le processus supérieur de l'articulation), pourraient être des caractères juvéniles. En effet, ils sont également connus chez des individus jeunes de *V. comptoni* atteignant 12 cm de longueur standard.

L'endosquelette de la nageoire caudale, présenté par Santos (*op. cit.*), semble très proche de celui de *V. comptoni*, la seule différence étant la présence d'un cinquième hypural (Santos 1994, fig. 4).

REMARQUE

Il est difficile d'interpréter les figures de Santos (1994) compte tenu des importantes retouches faites sur les figures.

AUTRES RESTES ATTRIBUÉS À *Vinctifer*

Taverne (1969) a décrit un *Belonostomus* sp. provenant du Crétacé de Guinée Équatoriale. Ce spécimen est connu uniquement par la région postérieure du corps avec des nageoires dorsale, anale et caudale incomplètes. La disposition des écailles du flanc (trois rangées longitudinales d'écailles plus hautes que larges, la rangée de la ligne latérale principale beaucoup plus haute que les deux autres) est du type rencontré chez *Belonostomus* et *Vinctifer*. En accord avec Maisey (1991), je pense qu'il s'agit bien d'un *Vinctifer*.

Pour les mêmes raisons, un spécimen, attribué à *Aspidorhynchus* sp. par Richter & Thomson (1989) et récolté dans les terrains jurassiques de la Formation Nordenkjöld, Antarctique (Fig. 28), pourrait être un *Vinctifer*.

Des prédentaires et des écailles isolées, plus hautes que larges, notamment celles de la ligne latérale principale, ont été découverts dans la Formation Missão Velha (? Barrémien) de la Chapada do Araripe (Brito *et al.* 1994) et attribués à *Vinctifer* sp.

Un neurocrâne très ossifié, comparable à ceux de *V. comptoni* et de *V. sweeti*, a été découvert dans le Campanien terminal de Patagonie (Brito en prép.) et attribué à *Vinctifer* (Fig. 29A, B).

Ces découvertes prouvent l'existence du genre *Vinctifer* probablement dès le Jurassique (Antarctique) et, en tout cas, du Barrémien (Brésil) au Campanien terminal (Patagonie). Elles ont donc, en plus de leur signification biogéographique, une importance stratigraphique puisqu'elles éliminent définitivement l'utilisation de *Vinctifer* comme fossile marqueur du passage Aptien-Albien et infirment la validité de la biozone à *Vinctifer*.

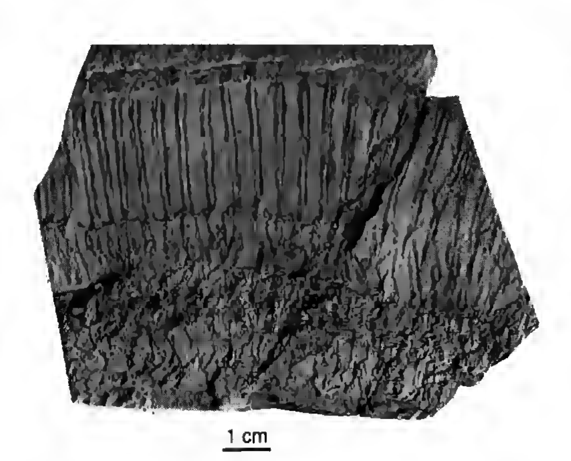


FIG. 28. — « *Aspidorhynchus* » sp. « 1 », BMNH BAS P1001, du Jurassique d'Antarctique : partie médiane du tronc.

DONNÉES ENVIRONNEMENTALES (HABITAT ET NUTRITION)

À l'exception de *Vinctifer* sp. provenant du Barrémien de la Formation Missão Velha, NE Brésil (Brito *et al.* 1994), *Vinctifer* est uniquement connu de dépôts marins.

Tous les *Vinctifer* sont issus de localités gondwaniennes sauf le *Vinctifer comptoni* du Mexique.

Jusqu'au début des années 1980, *Vinctifer* a été considéré comme restreint au Crétacé inférieur du NE du Brésil et plus récemment de l'Afrique de l'Ouest. Santos (1991a, b) affirma l'existence d'une série de connections marines, durant le Crétacé inférieur, reliant les bassins du Recôncavo-Tucano-Jatobá, Sergipe-Alagoas, les bassins intérieurs (= Araripe) et Parnaíba, expli-

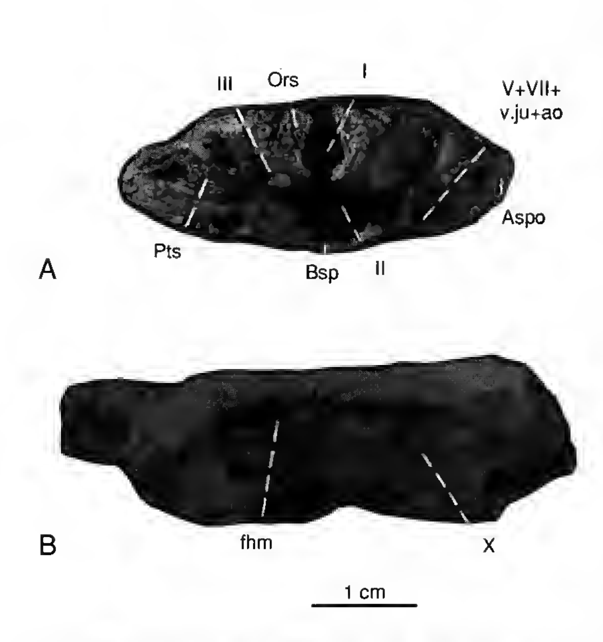


Fig. 29. — *Vinctifer* sp., neurocrâne du Campanien terminal de Patagonie : **A**, vue antérieure ; **B**, vue latérale gauche (s/n°). **Aspo**, autosphénotique ; **Bsp**, basisphénoïde ; **fhm**, fosse articulaire pour l'hyomandibulaire ; Nerfs : **I**, nerf olfactif ; **II**, nerf optique ; **III**, nerf moteur oculaire commun ; **V+VII+v.ju+ao**, nerf trijumeau + nerf facial + foramen pour la veine jugulaire + foramen pour l'artère orbitaire ; **X**, nerf vague ; **Ors**, orbitosphénoïde ; **Pts**, ptérosphénoïde.

quant ainsi la distribution de ce genre en relation avec l'ouverture de l'Atlantique Sud. La partie la plus méridionale de cet ensemble supposé marin étant la plus ancienne.

Des objections à ce schéma biogéographique peuvent être formulées pour des raisons stratigraphiques et/ou paléontologiques. Beurlen & Mabesoone (1969), suivis par Berthou (1990), ont démontré le caractère marin du bassin d'Araripe et sa connexion avec l'Atlantique Nord par l'ouest, à travers le bassin du Parnaíba.

La découverte ultérieure de *Vinctifer* au Venezuela (Moody & Maisey 1994), en Colombie (Schultze & Stöhr 1996) et au Mexique offre un nouveau scénario dans lequel une connexion marine a existé entre la Téthys et les bassins intérieurs et marginaux du Brésil durant l'Aptien et peut-être également l'Albien. Cette hypothèse est confirmée par les données fournies par les foraminifères suggérant un échange des eaux superficielles entre le bassin du Sergipe et la « Téthys centrale nord-Atlantique » (Koutsoukos 1992 ; Moody & Maisey 1994).

La présence de *Vinctifer* au Queensland (Australie) constitue la première citation Pacifique de ce poisson. Cette donnée, complétée par la présence de *Vinctifer* dans le Crétacé supérieur d'Argentine, confirme l'idée de Moody & Maisey (1994) en supposant une distribution étendue tout autour des limites du continent gondwanien.

Les dents de *Vinctifer* sont minuscules et disposées sur une seule rangée. Maisey (1994) considère *Vinctifer* comme un organisme filtreur se nourrissant de plancton. Cette interprétation est fondée sur les comparaisons avec les Actinopterygii modernes, tels que *Polyodon*, qui, comme *Vinctifer*, présentent des prémaxillaires et des maxillaires peu mobiles, une denture réduite, un système de fentes branchiales bien développé et dont les différentes régions de la bouche ne sont pas protractiles. Wilby & Martill (1992) ont signalé la présence d'un poisson désarticulé dans la région viscérale d'un *Vinctifer*. Le contenu stomacal de l'un des spécimens que j'ai observé comportait des restes d'un ou de plusieurs petits poissons désarticulés (essentiellement os dermiques, vertèbres et écailles d'un petit téléostéen indéterminé). Ceci confirme l'observation de Wilby & Martill et indique un régime piscivore comme celui des autres membres de la famille.

Famille Aspidorhynchidae
Nicholson *et* Lydekker, 1889

Genre *Aspidorhynchus* Agassiz, 1833

Esox Blainville, 1818 : 332.
Aspidorhynchus Agassiz, 1833 : 14.
Sauropsis Agassiz, 1844 : 122 (nommé seulement).
Pholidophorus Phillips, 1871 : 180.
Belonostomus (?) Phillips, 1871 : fig. 3.

Espèce-type. — *Esox acutirostris* Blainville, 1818.

Espèces incluses. — *Aspidorhynchus acutirostris* (espèce-type), *A. euodus*, *A. fisheri*, *A. crassus*, *A. sphekodes*, *A. antarcticus* et *Aspidorhynchus* sp. « 1 ».

Diagnose émendée. — Aspidorhynchidae caractérisé par les dents bien développées sur les prémaxillaires ; un supramaxillaire présent ; le maxillaire effilé avec

une expansion lamellaire émise par le bord dorsal ; les os du neurocrâne non fusionnés ; le parasphénoïde denté ; le lobe inférieur de la nageoire caudale plus long que le supérieur ; les centres uraux 1 et 2 individualisés ; les hypuraux 1 et 2 indépendants, appendus chacun à un centre vertébral ; les écailles de la ligne latérale principale de même dimension que celles des rangées immédiatement supérieure et inférieure ; l'absence de ganoïne sur les écailles.

INTRODUCTION

Le genre *Aspidorhynchus* fait partie des plus anciens poissons fossiles décrits, puisqu'il a été figuré par Knorr (1775, pl. XXIII, XXIV). Ce genre, connu dans les couches datées du Bathonien jusqu'au Tithonien d'Europe, de Cuba et d'Antarctique, a été également signalé dans le Crétacé inférieur d'Australie (Etheridge 1872), bien que cette indication, sans description ni figuration, nécessite d'être confirmée. Le genre *Aspidorhynchus* fut créé par Agassiz (1833) pour désigner le poisson du Tithonien de Solnhofen en Bavière, décrit précédemment comme *Esox acutirostris* par Blainville (1818) et Kruger (1823). Les *Aspidorhynchus* de Solnhofen ont déjà fait l'objet de nombreuses études et ont été signalés à diverses reprises avec différents noms d'espèce : *A. longissimus* par Münster (1842) ; *A. speciosus* par Agassiz (1844a) ; *A. mandibularis* par Agassiz (1844b) et par Wagner (1863) ; *A. ornatissimus* par Agassiz (1842-1844) et par Winkler (1871) ou confondus avec une espèce du genre *Belonostomus*, *B. microcephalus* Winkler (1861). Egerton (1845) a décrit *A. eodus* du Callovien de Grande-Bretagne. Puis, deux autres espèces furent signalées en Angleterre : *A. fisheri* Egerton (1854) du Purbeckien et *A. crassus* Woodward (1890b) du Bathonien, donc le plus ancien Aspidorhynchidae. Par la suite, Sauvage (1893) décrivit *A. sphekodes* du Kimméridgien de l'Ain, France. Une bonne mise au point des connaissances acquises au XIX[e] siècle peut être consultée dans le *Catalogue of Fossil Fishes* de Woodward (1895).

En 1906, Assmann a effectué une révision anatomique de *A. acutirostris* de Solnhofen ; la même année, Heineke (1906) signale la présence de cette espèce dans les calcaires de Nüsplingen, Allemagne. Quelques années plus tard, Woodward (1916) a révisé les Aspidorhynchidae du Wealdien et du Purbeckien anglais. Dans le même travail il décrit le neurocrâne d'un poisson considéré par lui comme un *Aspidorhynchus* sp., spécimen qui sera postérieurement étudié par Rayner (1948). Patterson (1975) a démontré qu'il s'agissait d'un Caturidae. White (1942) a signalé la présence d'*Aspidorhynchus* à Cuba. Ce matériel sera discuté plus loin. Saint-Seine (1949) a démontré à Cerin la présence d'*Aspidorhynchus acutirostris* et de *Belonostomus tenuirostris* en les comparant avec les faunes de Solnhofen. Schultze (1966) a décrit l'histologie des écailles d'*Aspidorhynchus* et de *Belonostomus* et a signalé l'absence de ganoïne chez le premier. Richter & Thomson (1989) ont décrit deux Aspidorhynchidae de l'île James Ross en Antarctique. Le premier, un spécimen incomplet, a été désigné comme l'holotype d'*A. antarcticus*, en se fondant essentiellement sur la forme et l'histologie des écailles. Le second a été rapporté à *Aspidorhynchs* sp. d'après l'histologie des écailles (absence de ganoïne).

Aspidorhynchus acutirostris (Blainville, 1818)

Figuré seulement, Knorr 1775 : 38, pls XXIII, XXIV.
Esox acutirostris Blainville, 1818 : 332.
Aspidorhynchus acutirostris Agassiz, 1833 : 478 ; 1844 : 136, pl. XLVI. – Wagner 1863 : 680. – Vetter 1881 : 83. – Woodward 1895 : 419, fig. 42.
Aspidorhynchus longissimus Münster, 1842 : 44.
Aspidorhynchus speciosus Agassiz, 1844 : 137, pl. XLV.
Aspidorhynchus ornatissimus Agassiz, 1842-1844 : 138, pl. XLVII. – Winkler 1871 ; 183, figs 11, 12.
Aspidorhynchus mandibularis Agassiz, 1844 : 138. – Wagner 1863 : 684.
Belonostomus microcephalus Winkler, 1861 : 26, fig. 4.
Aspidorhynchus Reis 1887 : 151, pl. I, figs 1-3, 6, 7 ; pl. II, figs 1-4, 7.

HOLOTYPE. — As.V.509a, b, NR.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Tithonien de Solnhofen, Bavière, Allemagne.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Calcaires lithographiques de l'Ain, France (Kimméridgien supérieur), de Solnhofen (Tithonien[4] de Bavière) et de Nüsplingen.

4. À l'origine, le terme correctement utilisé pour le stratotype est le Portlandien (Grande-Bretagne), mais ce stratotype, incomplet, entraîne de grandes difficultés d'interprétation avec les terrains d'Allemagne et de France. Le terme de « Tithonique » employé par les Allemands sera remplacé par celui de « Tithonien », actuellement en cours de validation par le UISG.

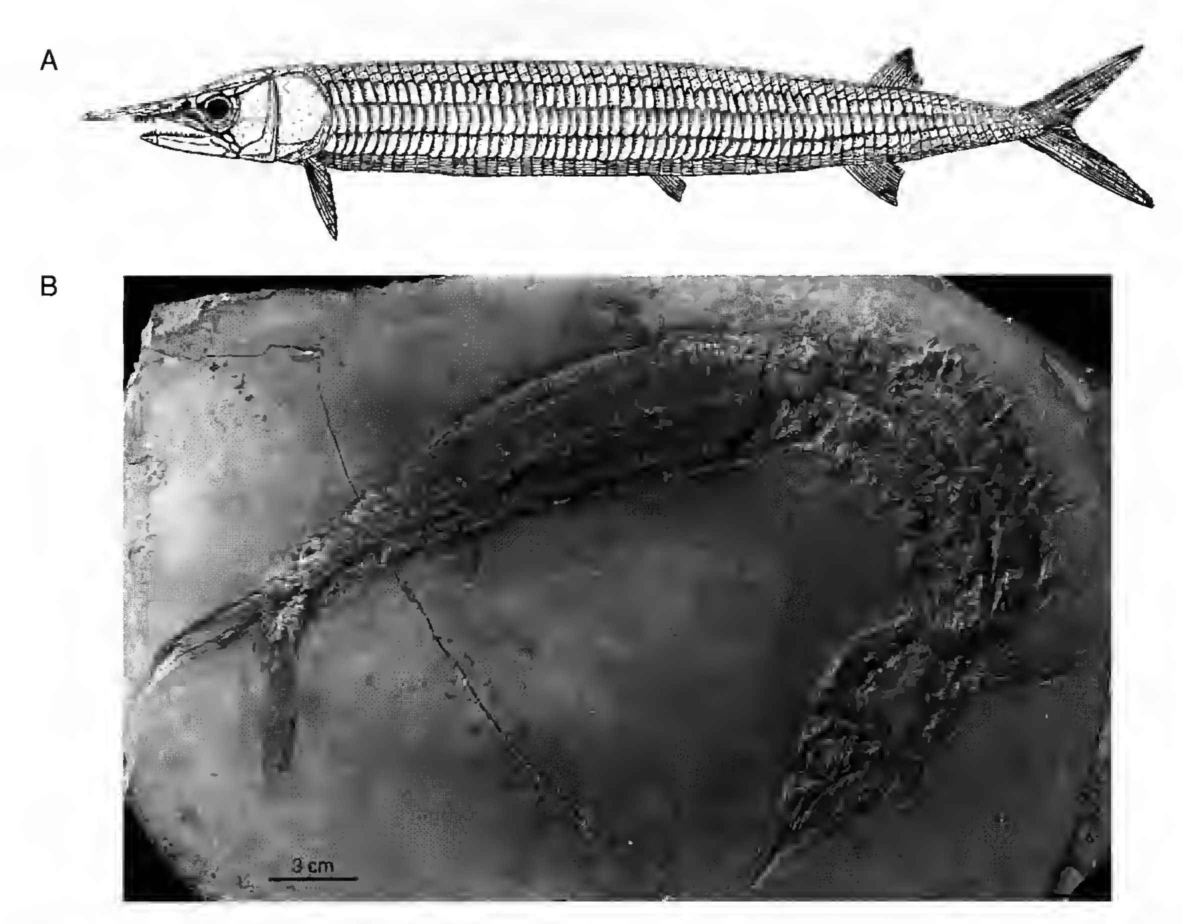


Fig. 30. — *Aspidorhynchus acutirostris* : **A**, reconstitution du corps d'après le spécimen FMNH-UC2033 ; **B**, vue générale du corps (MNHN R-350b).

Diagnose émendée. — *Aspidorhynchus* de grandes dimensions, atteignant une longueur d'environ 1 m ; hauteur maximum du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un huitième de la longueur standard ; prémaxillaires correspondant approximativement au quart de la longueur totale du crâne ; prédentaire, cinq fois plus long que haut, représentant le quart de la longueur du dentalosplénial ; dents du maxillaire petites ; lobe inférieur de la nageoire caudale de 5 à 15 % plus allongé que le lobe supérieur ; ornementation des os dermiques et des écailles discrète, formée de stries chez les individus adultes.

Mensurations. — Les mensurations prises sur le spécimen le plus complet d'*A. acutirostris* sont indiquées dans le tableau de la figure 5.

Généralités

Aspidorhynchus acutirostris (Fig. 30) est le plus grand représentant de la famille des Aspidorhynchidae. Le rostre est relativement court par rapport à ceux de *Vinctifer* ou de *Belonostomus*. Il atteint une longueur totale équivalant au quart de la longueur de la tête. Cette dernière représente, elle-même, environ un quart de la longueur du poisson mesurée depuis l'extrémité du rostre jusqu'à la nageoire caudale.

Les écailles de la ligne latérale ont une taille identique à celles des rangées immédiatement supérieure et inférieure. Les écailles sont disposées selon approximativement soixante-dix rangées transversales depuis le bord postérieur du supracleithrum jusqu'à l'origine de la caudale. La nageoire pelvienne s'insère au niveau de la trente et unième rangée transversale d'écailles, la nageoire anale correspond à la quarante-neuvième rangée et la nageoire dorsale à la cinquante-

deuxième rangée. La formule ptérygienne est la suivante :

$$\frac{52}{31 \quad 49 \quad 64} \quad 70$$

Le lobe inférieur de la nageoire caudale est de 5 à 15 % plus long que le lobe supérieur.

DESCRIPTION

A. acutirostris a fait l'objet de nombreux travaux (Reis 1887 ; Zittel 1887 ; Woodward 1895 ; Assmann 1906). Pour cette raison, la présente description se concentre sur les différences d'interprétation entre ces auteurs. Elle est comparative afin de préciser les caractères autapomorphes du genre et de l'espèce, afin également de discuter les caractères partagés au minimum avec un autre taxon appartenant à la même famille.

DESCRIPTION DU SQUELETTE CRÂNIEN

Os du toit crânien

Le crâne d'*A. acutirostris* présente la même disposition et les mêmes variations que chez les autres Aspidorhynchidae.

Assmann (1906, fig. 5) a discuté et présenté une reconstitution du toit crânien d'*A. acutirostris*, bien que les sutures du spécimen étudié soient difficilement discernables. Il a admis la présence d'un rostral, d'une paire de frontaux, d'un pariétal impair, et d'une paire d'« *occipitalia superiora* ». Le moulage du spécimen (n° ASI1242, Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und historische Geologie, Munich) et la majorité des spécimens que j'ai observés révèlent que la disposition la plus fréquente d'*A. acutirostris* est identique à celle de *V. comptoni*, avec en particulier une paire d'extrascapulaires et une paire de post-temporaux (respectivement « pariétal impair » et « *occipitalia superiora* » de Assmann).

Prémaxillaires. Ils se présentent sous forme des tubes rostraux, un peu plus petits que chez *Vinctifer* et munis de dents bien développées sur presque toute leur longueur.

Je n'ai jamais observé le petit os appelé « prémaxillaire » par Assmann (1906) et placé latéralement à la base du rostre. Maisey (1991) a noté l'absence de prémaxillaire libre chez *A. acutirostris* et *B. tenuirostris* et suggéré l'éventuelle fusion de cet os avec le rostre, formé lui-même par le rostral, les dermoethmoïdes latéraux et le vomer. Il signale, en effet, la présence de dents sur le rostre qui pourraient impliquer l'existence d'un composant prémaxillaire, tout en envisageant que ces dents soient portées par le vomer ou les dermoethmoïdes latéraux. Que le prémaxillaire soit libre (Assmann 1906), fusionné au rostre (Maisey 1991 ; Lambers 1991) ou éventuellement absent (possibilité envisagée par Maisey), sa participation à la formation du rostre était accessoire selon tous ces auteurs. Pour moi, chez *Aspidorhynchus* comme chez *Vinctifer*, le rostre est essentiellement formé par les prémaxillaires, le rostral étant court et indépendant.

Os de la joue

La série des infraorbitaux (Io, Fig. 31) comprend cinq os, le premier (Io 1) et le dernier (Io 5) étant les plus allongés comme chez *Vinctifer*. L'infraorbitaire antérieur (Io 1) entre en contact ventralement avec l'expansion lamellaire du maxillaire qui est située à mi-longueur de l'os et s'accole au nasal antéro-dorsalement. La partie postéro-inférieure de l'os et le second infraorbitaire (Io 2) doublent le bord dorsal de l'entoptérygoïde. Les infraorbitaux 3, 4 et 5 recouvrent, comme chez les autres Aspidorhynchidae, le bord antérieur des postorbitaux.

Les os circumorbitaires sont complétés au-dessus de l'orbite par un supraorbital et un dermosphénotique dont la forme et l'extension sont comparables à celles de *V. comptoni*.

Il existe deux grands postorbitaux recouvrant le bord antérieur du préopercule.

Reis (1887), Zittel (1887) et Woodward (1895) ont indiqué l'existence d'un os supplémentaire, de forme triangulaire, situé entre le postorbitaire supérieur et le préopercule (l'os X de Reis 1887). Woodward (1918) n'admet pas son existence, estimant qu'il s'agit d'une cassure et non d'une suture. J'ai observé que la branche verticale du préopercule était toujours exposée à l'extérieur, ce qui donne raison à Woodward.

Le dermosphénotique (Fig. 31) atteint le préopercule vers l'arrière, contrairement à l'opinion de Maisey (1991).

Le rameau horizontal du préopercule semble plus

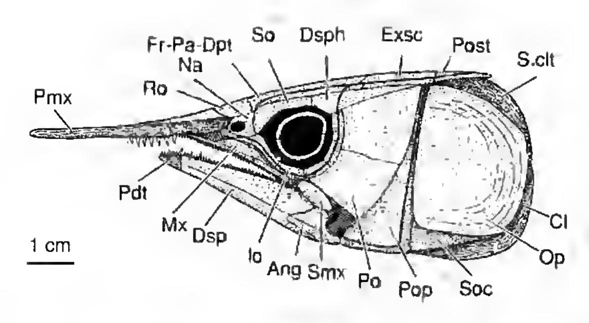


FIG. 31. — *Aspidorhynchus acutirostris* : reconstitution du crâne d'après MNHN R-350b. **Ang**, angulaire ; **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Io**, infraorbitaire ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Post**, post-temporal ; **Ro**, rostral ; **S.clt**, supracleithrum ; **Smx**, supramaxillaire ; **So**, supraorbitaire ; **Soc**, supraoccipital.

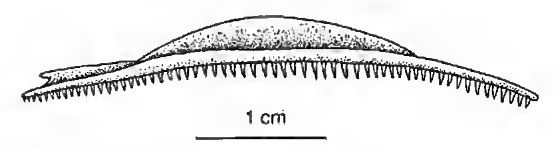


FIG. 32. — *Aspidorhynchus acutirostris* : reconstitution du maxillaire.

court que chez *Vinctifer*. Contrairement à *V. comptoni*, le canal préoperculaire envoie des canalicules relativement peu nombreux et simples.

Série operculaire

L'opercule et le sous-opercule se rapprochent beaucoup de ce qui a été décrit chez *Vinctifer comptoni*.

Mâchoire supérieure

Maxillaire (Mx). (Figs 31, 32) Plus court que la mandibule, il a une hauteur constante, exception faite d'une expansion lamellaire arrondie émise par le bord dorsal de l'os à mi-longueur. En coupe transversale, l'os est comprimé latéralement dans sa partie postérieure et dorso-ventralement dans son tiers antérieur. Le bord oral est muni d'une rangée de petites dents de mêmes dimensions.

Supramaxillaire (Smx). (Fig. 31) Unique, il est ovale, sa longueur correspond au quart de celle du maxillaire ; il est situé au-dessus de l'angle postéro-supérieur du maxillaire. Chez *Aspidorhynchus* et *Belonostomus*, l'os considéré comme un supramaxillaire ne se trouve pas dans la même disposition que chez les autres Actinopterygii. Je le considérerai donc comme étant homologue au supramaxillaire d'*Amia* et des Teleostei, d'autant plus que cette homologie reste à prouver.

La mâchoire supérieure se distingue donc de celle de *Vinctifer* par l'absence de grande plaque postérieure au maxillaire et par la présence d'un supramaxillaire.

Mâchoire inférieure

Le prédentaire (Fig. 31), comme chez *Vinctifer comptoni*, est beaucoup plus court que les prémaxillaires. Il est cinq fois plus long que haut et sa longueur est égale au quart de celle du dentalosplénial. Il est triangulaire et uni au reste de la mandibule par une suture verticale. Les bords oraux du prédentaire sont munis d'une rangée de dents de grandes dimensions alternant avec des dents plus petites. Le dentalosplénial est bas au niveau de la symphyse, il s'accroît vers l'arrière pour former le processus coronoïde, peu marqué mais plus développé que celui de *Vinctifer comptoni*. Les dents sont toutes de mêmes dimensions, grandes, bien que légèrement plus petites que celles du prédentaire. L'angulaire est réduit, il est semblable à celui de *V. comptoni*. Je n'ai pas distingué d'os susangulaire comme Assmann (1906). L'articulaire est en forme de cheville et forme avec l'angulaire la fossette d'articulation pour le carré. Contrairement à *Vinctifer comptoni*, le rétroarticulaire n'a pu être observé et semble être fusionné à l'articulaire.

Ornementation

L'ornementation de la surface des os crâniens est beaucoup plus discrète que chez *Vinctifer*, bien que des stries puissent être présentes notamment chez les plus grands individus.

Denture

On distingue deux sortes de dents : les grosses dents, alternant avec des dents de petites dimensions et visibles sur le bord oral du dentalosplénial, du prédentaire et du prémaxillaire et les dents plus faibles, de même dimension et disposées sur les maxillaires, le vomer et les palatins.

Ce type de denture se retrouve chez les autres espèces d'*Aspidorhynchus* et chez *Belonostomus* (exception faite de *B. helgolandicus*). Il est très différent de celui de *Vinctifer* dont les dents sont toutes semblables et très faibles, y compris celles du dentalosplénial.

Suspensorium et arc hyoïde

Le carré, triangulaire et dépourvu de processus postero-ventral, est caractérisé par un épaississement de son bord postérieur contre lequel s'appuie le symplectique. L'extrémité distale de ce dernier n'atteint pas la mandibule, seul le carré assure l'articulation quadrato-mandibulaire. Cette disposition, trouvée également chez *Belonostomus*, est différente de celle de *Vinctifer* (double articulation).

Je n'ai pas observé l'autopalatin. L'ectoptérygoïde est moins trapu que celui de *Vinctifer*, il comprend une branche antérieure et une branche postérieure un peu plus courte qui recouvre l'entoptérygoïde et est recouverte partiellement par le carré. Le métaptérygoïde est très semblable à celui de *Vinctifer*. Contrairement à ce dernier, l'entoptérygoïde est entièrement couvert de dents minuscules comme celles de l'ectoptérygoïde. L'hyomandibulaire est trapu, moins haut que celui de *V. comptoni*, et présente une lamelle antérieure très développée, presque aussi large que le corps de l'os. Le cératohyal proximal, le cératohyal distal et l'hypohyal sont comparables à ceux de *Vinctifer*. L'interhyal n'a pas été observé. On peut compter treize rayons branchiostèges, semblables à ceux de *Vinctifer*.

Neurocrâne

Le modèle d'ossification neurocrânien (Fig. 33) est identique à celui décrit chez *Vinctifer* et *Belonostomus* (Brito 1992). Les différences concernent le degré d'ossification. Chez *A. acutirostris*, comme chez l'*Aspidorhynchus arawaki* du Jurassique de Cuba, les os de l'endocrâne ne sont jamais fusionnés, même chez les individus de grande taille (BMNH P.972b, P.37777).

Le parasphénoïde (Fig. 33) est fin, fragile, il a une section transversale en forme de « T » en arrière de la région ethmoïdienne. Vers l'avant, au-delà de la région ethmoïdienne, l'os, fourchu, est aplati dorso-ventralement. Comme chez

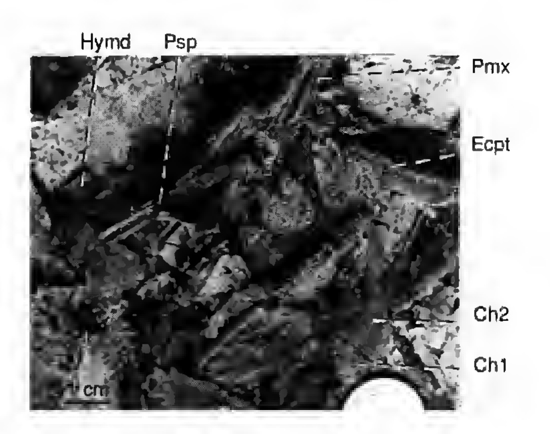


Fig. 33. — *Aspidorhynchus acutirostris*, spécimen BMNH 972-P : vue générale du neurocrâne. **Ch1**, cératohyal proximal ; **Ch2**, cératohyal distal ; **Ecpt**, ectoptérygoïde ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Psp**, parasphénoïde.

V. comptoni il porte une seule paire de processus ascendants avec, à mi-longueur de chacun, un foramen pour l'artère pseudo-branchiale efférente. Contrairement au parasphénoïde de *V. comptoni*, celui de *A. acutirosris* présente une plage dentée au niveau du processus ascendant.

Je n'ai pas observé le vomer, mais Assmann (1906) l'a décrit chez une espèce « proche » du Lias[5]. Il s'agit d'un vomer impair, en forme de baguette très fine et fragile, mesurant 12 mm de longueur et présentant un grand nombre de dents. Chez l'espèce d'*Aspidorhynchus* du Jurassique de Cuba que j'ai examinée (Fig. 34), le vomer est massif, trois fois plus long que large, arrondi vers l'avant. Il est garni de nombreuses dents minuscules et présente latéralement un bord déprimé net correspondant aux zones recouvertes par les extrémités du parasphénoïde.

Squelette post-crânien

Nageoires paires

La ceinture scapulaire est identique à celle de *V. comptoni*. Les nageoires pectorales, bien développées, comprennent dix lépidotriches dont le premier est dichotomisé dans sa région distale et les suivants segmentés quatre fois longitudinalement. Les pelviennes sont plus grandes que celles

5. Le vomer semble bien appartenir à un *A. acutirostris*. Un doute subsiste quant à l'exactitude de l'âge du spécimen en question.

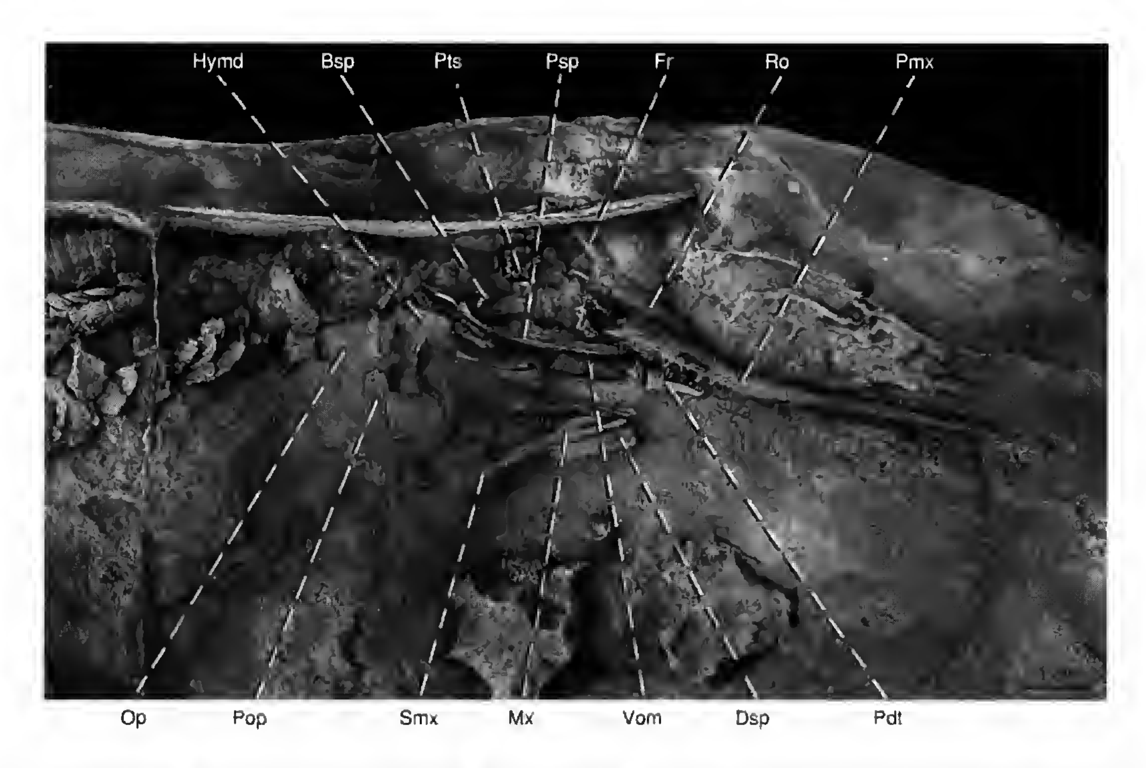


FIG. 34. — *Aspidorhynchus arawaki* n.sp. n° USNM-018648, holotype du Jurassique de Cuba : crâne et partie antérieure du corps. **Bsp**, basisphénoïde ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr**, frontal ; **Hymd** ; hyomandibulaire ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Pop**, préopercule ; **Psp**, parasphénoïde ; **Pts**, ptérosphénoïde ; **Ro**, rostral ; **Smx**, supramaxillaire ; **Vom**, vomer.

de *V. comptoni*. Elles comptent neuf lépidotriches. Les nageoires pectorales et pelviennes sont garnies de nombreux petits fulcres.

Nageoires impaires

Triangulaires, elles sont placées très en arrière du corps.

La nageoire dorsale est composée de quinze lépidotriches dont les deux premiers ne sont pas bifurqués. La nageoire anale compte seize lépidotriches ; comme chez *Vinctifer*, la longueur maximale de la nageoire est atteinte par le cinquième lépidotriche.

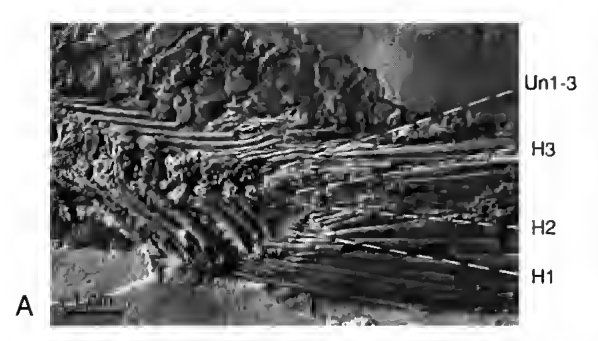
À cause de la conservation imparfaite de l'endosquelette, les éléments endochondraux du squelette des nageoires dorsale et anale sont très difficiles à mettre en évidence. Les axonostes sont allongés mais, contrairement à *Vinctifer*, n'atteignent pas les centres vertébraux.

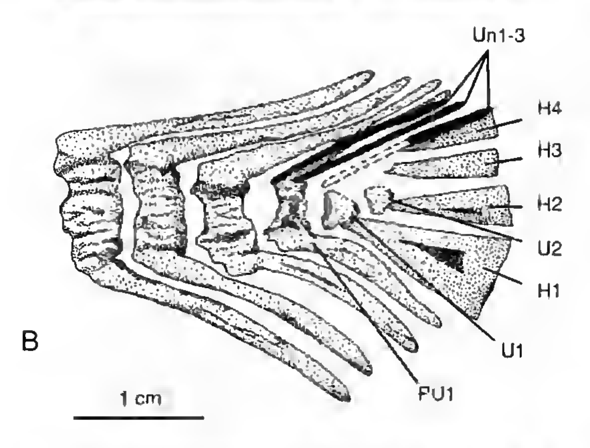
Nageoire caudale

Le lobe inférieur est de 5 % à 15 % plus long que le supérieur (Richter & Thomson 1989). Ce dernier est composé d'avant en arrière de trois rayons courts et non segmentés, de quatre rayons segmentés transversalement, le quatrième atteignant la longueur maximale, et de huit ou neuf rayons segmentés et dichotomes. Le lobe inférieur comprend environ quatre rayons non segmentés, quatre ou cinq rayons segmentés transversalement, le quatrième ou le cinquième atteignant la longueur maximale et neuf à onze rayons segmentés et dichotomes. Ces observations confirment celles de Richter & Thomson (1989) qui ont admis une variation de dix-neuf à vingt-et-un du nombre des « rayons principaux » de l'espèce de Solnhofen.

De nombreux spécimens n'ont pas de centres uraux, parfois même de centres préuraux, ossifiés. Les quatre éléments préuraux (Fig. 35A, B) sont des arcs neuraux et des épines neurales complètes et des arcs hémaux et des épines hémales à peine modifiées par rapport à celles qui les précèdent.

Éléments uraux. Il y a deux centres uraux (Fig. 35A, B). La flexion dorsale du rachis est nette à partir du premier (U1) au-dessus duquel je n'ai pas vu d'arc neural, mais cela peut être une question de conservation. Contrairement à *Vinctifer*, les centres uraux 1 et 2 ne sont pas fusionnés.





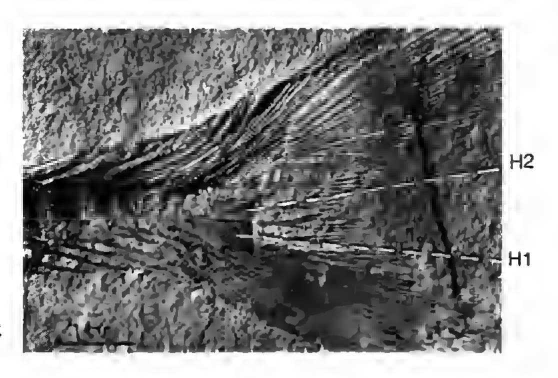


FIG. 35. — *Aspidorhynchus acutirostris*, **A**, endosquelette caudal (FMNH 25074) ; **B**, reconstitution simplifiée de l'endosquelette de la nageoire caudale d'après les spécimens FMNH 25074 et FMNH 25304 ; **C**, endosquelette caudal (FMNH 25304). H, hypural ; **PU**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uroneural.

Les hypuraux (Fig. 35A-C) sont au minimum au nombre de quatre, les deux premiers étant infradiasténiques. L'hypural 1, triangulaire, est élargi, les suivants diminuent régulièrement de longueur et de largeur. La présence d'un éventuel hypural 5 est possible mais non prouvée, l'élément ainsi interprété étant à la fois discret et recouvert par la base des rayons dermiques. Les deux premiers hypuraux sont indépendants l'un de l'autre, y compris dans leur région proximale, contrairement à *Vinctifer* où ils sont fusionnés et, lorsque les centres vertébraux sont ossifiés, appendus à un centre unique (= U1 + U2).

Uroneuraux. Trois paires d'uroneuraux sont présentes (Fig. 35A- C). L'uroneural 1 (Un1) atteint le premier centre préural (PU1), le deuxième (Un2), de même dimension, ne dépasse pas le bord postérieur du premier centre préural. Le troisième est cassé vers l'avant.

Arratia & Lambers (1996) ont figuré le complexe caudal d'*Aspidorhynchus* sp. Ces auteurs ont décrit, chez les Pachycormidae, des « uroneuraux » impairs et médians correspondant à une épine neurale complète + un arc incomplet d'une vertèbre préurale ou urale. Les guillemets indiquent qu'ils ne sont pas les homologues des uroneuraux des Teleostei ; cette hypothèse ne pourrait être confirmée que par l'ontogénie. Arratia & Lambers (1996) ont appliqué cette interprétation aux Aspidorhynchidae en réinterprétant l'illustration de la nageoire de *V. comptoni* présentée par Maisey (1991). En outre, pour ces auteurs, le parhypural serait fusionné aux hypuraux 1 et 2, l'arc et l'épine neurale du centre ural 1 (*sensu* Maisey 1991) seraient alors ceux du centre préural 1.

Mes observations sur la disposition des éléments caudaux d'*A. acutirostris* montrent que celle-ci est très semblable à celle de *Vinctifer*, l'unique différence étant la non-fusion des hypuraux 1 et 2 et leur attachement à deux centres uraux indépendants. Mon interprétation diffère donc de celle d'Arratia & Lambers (*op. cit.*) par la présence d'uroneuraux pairs comparables aux uroneuraux des Teleostei (Patterson 1968, 1973 ; Arratia 1991). Elle est proche de l'interprétation de Maisey dont elle ne diffère que par l'aspect de la région proximale des hypuraux 1 et 2. Je n'ai pas observé d'arc neural et d'épine neurale complète

au-dessus du centre ural 1 chez *Aspidorhynchus*, stucture qui existe chez les autres genres. Il peut s'agir là d'une question de fossilisation.

Écailles
Les écailles sont de type « ganoïde », très épaisses, et montrent bien l'articulation « *peg and socket* ». Les écailles du flanc du corps sont formées de trois rangées de mêmes dimensions. Elles sont ornées de tubercules et/ou de rides suivant les spécimens. Dorsalement, par rapport aux écailles du flanc, on trouve deux rangées de petites écailles ornées de tubercules et l'écaille faîtière portant des stries parallèles longitudinales serrées. Plus ventralement on compte cinq ou six rangées de petites écailles rectangulaires et lisses, identiques à celles de *Vinctifer.*
Microstructure des écailles. En microscopie électronique à balayage, la surface externe des écailles diffère de celle de *Vinctifer* par l'absence de petits tubercules de ganoïne. Schultze (1966, fig. 46d) a observé que les écailles d'*Aspidorhynchus* sont dépourvues de ganoïne et sont formées d'une plaque basale constituée d'os cellulaire et traversée par de nombreux canalicules de Williamson. Sur les écailles de la ligne latérale principale d'un individu juvénile, j'ai observé la présence d'une fine couche superficielle très semblable à de la ganoïne (Fig. 36). Il en ressort que la présence de ganoïne sur les écailles d'individus jeunes et sur les os dermiques d'*Aspidorhynchus* rend difficile l'utilisation de ce caractère pour la systématique.

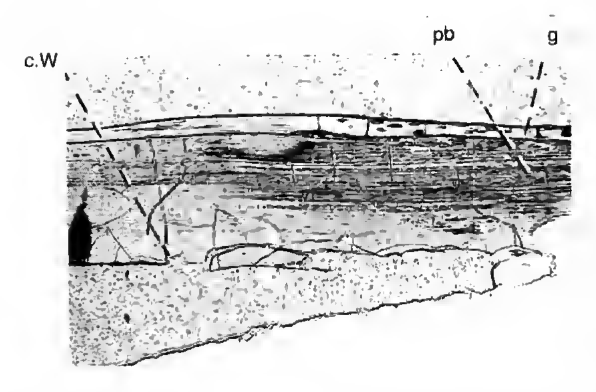


Fig. 36. — *Aspidorhynchus acutirostris* : lame mince d'une écaille en lumière naturelle. **c.W**, canal de Williamson ; **g**, ganoïne ; **pb**, plaque basale osseuse.

Autres espèces d'*Aspidorhynchus*

Aspidorhynchus euodus Egerton, 1845

Aspidorhynchus euodus Egerton, 1845 : 431.

Holotype. — BMNH. P-40518.

Formation et localité-type. — Callovien de Christian Melford, Wiltshire et de Peterborough, Cambridgeshire, Angleterre.

Diagnose émendée. — *Aspidorhynchus* de moyennes dimensions, atteignant une longueur d'environ 40 cm ; prémaxillaires correspondant environ au tiers de la longueur totale du crâne ; dents du maxillaire grandes ; prédentaire trois fois plus long que haut ; une grande dent médiane à la partie postérieure du prédentaire ; os du crâne et écailles ornementés de petites rugosités.

Description
A. euodus (Fig. 37) est une espèce dont la nageoire caudale reste inconnue.
Le rostre représente un tiers de la longueur totale du crâne ; le prédentaire est allongé, sa longueur étant égale à trois fois sa hauteur maximale. Cet os présente une grande dent médiane localisée à sa partie postérieure. Les os crâniens sont ornés de granulations et de rugosités. Les écailles présentent une forte rugosité (Richter & Thomson 1989).
Les différences significatives vis-à-vis des autres espèces du genre sont : (1) la présence d'une grande dent médiane localisée dans la partie postérieure du prédentaire, ne différant de celle de l'espèce du Jurassique de Cuba que par sa taille plus importante ; (2) les grandes dimensions des dents du maxillaire ; (3) l'ornementation des écailles.

Aspidorhynchus fisheri Egerton, 1854

Aspidorhynchus fisheri Egerton, 1854 : 434, pl. VI.

Holotype. — Dorchester Museum.

Formation et localité-type. — Kimméridgien de Swanage, Dorsetshire, Angleterre.

Diagnose émendée. — *Aspidorhynchus* de moyennes dimensions, atteignant une longueur d'environ

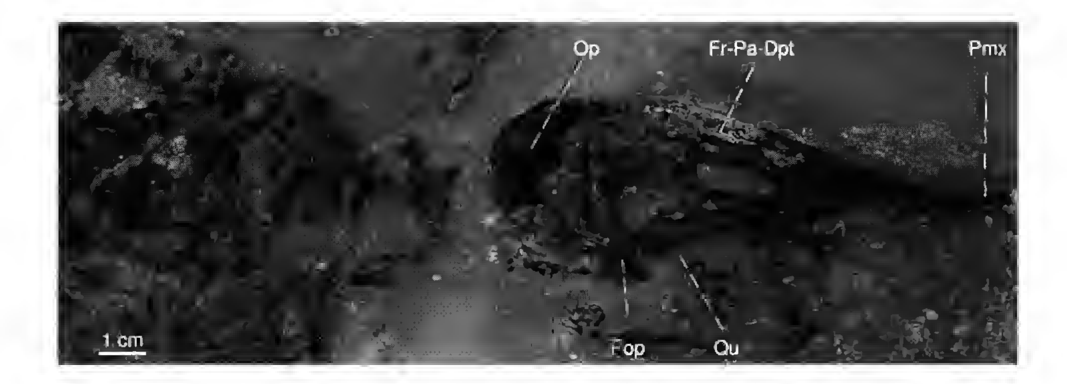


FIG. 37. — *Aspidorhynchus euodus* BMNH 40518-P : crâne et partie antérieure du corps. **Fr-Pa-Dpt,** fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Op**, opercule ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Pop**, préopercule ; **Qu,** carré.

40 cm ; hauteur maximum du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un septième de la longueur standard ; prémaxillaires correspondant environ au tiers de la longueur totale du crâne ; dents du maxillaire petites ; prédentaire petit, aussi long que haut, représentant un septième de la longueur du dentalosplénial ; os dermiques ornés de tubercules minuscules ; écailles ornées de stries perpendiculaires au bord postérieur.

DESCRIPTION

Cette espèce diffère de l'espèce-type par la forme plus allongée de son corps et ses dimensions inférieures. Le rostre (= prémaxillaire, Fig. 38) représente environ le tiers de la longueur du crâne. Le prédentaire, de très petites dimensions, aussi long que haut, représente un septième de la longueur du dentalosplénial.

La formule ptérygienne est la suivante :

$$\frac{50}{34 \quad 47 \quad 63} \quad ?$$

Les écailles du flanc sont ornées de stries développées sur le bord postérieur (Woodward 1895 ; Richter & Thomson 1989).

REMARQUE

L'espèce a fait l'objet d'une excellente redescription par Woodward (1918) sur laquelle il n'est pas nécessaire de revenir, exception faite de l'interprétation du toit crânien. Woodward estime que ce dernier est composé d'un rostral impair, d'une paire de grands frontaux, d'une paire de pariétaux, petits et larges, parcourus pos-

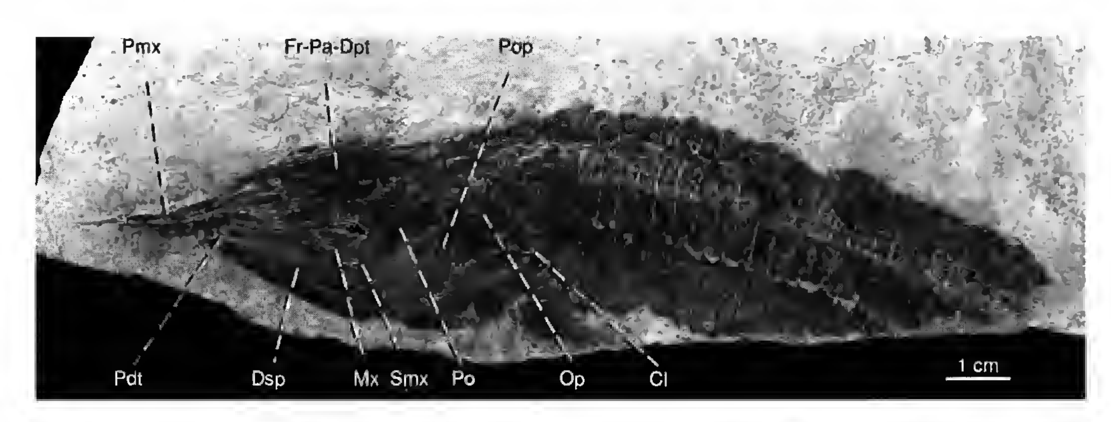


FIG. 38. — *Aspidorhynchus fisheri* BMNH 28621-P : crâne et partie antérieure du corps. **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Smx**, supramaxillaire.

térieurement par le « canal transversal » et suivis d'une masse osseuse écrasée représentant probablement les épiotiques fusionnés. Je pense plutôt que, comme chez les autres Aspidorhynchidae, le spécimen en question présente des fronto-pariéto-dermoptérotiques, suivis d'une paire d'extrascapulaires traversés par la commissure supratemporale, et d'une paire de post-temporaux, mal conservés. L'ensemble du crâne est ainsi comparable à celui d'*A. acutirostris.*

Aspidorhynchus crassus Woodward, 1890b

Sauropsis mordax Agassiz, 1844 : 122 (nommé seulement).
Pholidophorus minor ? Phillips, 1871 : 180.
Belonostomus flexuous Phillips, 1871 : fig. 3.
Aspidorhynchus sp. Woodward, 1888 : 355.
Aspidorhynchus crassus Woodward, 1890b : 295.

SYNTYPES. — BMNH. P-39199 et P-39200 ; P-877a, b ; P-4274 ; P-8594 ; P-3720a-f ; P-11095 ; P-11184 ; P-41294 ; P-45483 ; P-45484 ; P-45485 ; P-45486 ; P-45487 ; P-45488P-45489 ; P-99901.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Bathonien d'Oxfordshire, Angleterre.

DESCRIPTION
Cette espèce, connue par son squelette crânien, est la plus ancienne de la famille des Aspidorhynchidae.
Le crâne a une longueur totale de 3,5 cm ; le rostre (Fig. 39), formé par les prémaxillaires, est égal aux deux tiers de la longueur totale du crâne. Compte tenu des proportions du crâne, et par comparaison avec ce que l'on connaît des autres *Aspidorhynchus*, on peut admettre qu'*A. crassus* ne dépassait pas 20 cm de longueur totale. Ces mesures comparatives sont proches de celles d'autres espèces d'*Aspidorhynchus* d'Angleterre (*A. euodus* et *A. fisheri*) et de l'espèce connue en France (*A. sphekodes*). Les dents marginales sont disposées selon une rangée unique. Celles du prémaxillaire sont grandes, diminuant de longueur vers l'avant. Les dents du maxillaire sont plus petites. Les dents du dentalosplénial sont grandes, trapues et décroissent vers l'avant.

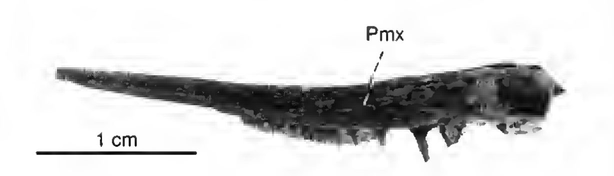


FIG. 39. — *Aspidorhynchus crassus* BMNH-P-39199 : prémaxillaire en vue latérale. **Pmx**, prémaxillaire.

REMARQUES
Le fait que l'espèce *A. crassus* soit découverte au Bathonien ne paraît pas constituer un argument pour la validité de ce taxon. Aucune autapomorphie n'ayant encore été retenue pour cette espèce, la validité taxinomique d'*A. crassus* me paraît donc douteuse et nécessite une confirmation.

Aspidorhynchus sphekodes Sauvage, 1893

Aspidorhynchus sphekodes Sauvage, 1893 : 431, pl. VIII, fig. 1.

HOLOTYPE. — Numéro 1224 de la collection Roche du Muséum d'Histoire naturelle d'Autun.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Kimméridgien supérieur des calcaires d'Orbagnoux, Ain, France.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Aspidorhynchus* de petites dimensions, atteignant une longueur d'environ 27 cm ; corps très effilé dont la hauteur maximale, au niveau de l'opercule, correspond à environ un treizième de la longueur standard ; prémaxillaires correspondant environ à la moitié de la longueur totale du crâne ; dents des os maxillaires et mandibulaires petites, de mêmes dimensions ; ornementation des os dermiques et des écailles formée de tubercules et de stries.

DISCUSSION
L'espèce *A. sphekodes* a été créée par Sauvage (1893) pour un spécimen unique, caractérisé par ses faibles dimensions et un rapport entre la hauteur maximale du corps et la longueur standard d'environ un douzième. Ce spécimen (Fig. 40) est presque complet. Seuls manquent le prédentaire, une partie de la nageoire pectorale, la nageoire anale et le lobe supérieur de la nageoire caudale. La tête est très longue et étroite et représente environ le quart de la longueur totale du poisson ; le rostre lui-même (prémaxillaires + rostral) atteint une longueur totale équivalente à la moitié de la longueur de la tête. Le maxillaire est



FIG. 40. — *Aspidorhynchus sphekodes* n° 1224 du Muséum d'Autun : vue générale du corps. **Dsp**, dentalosplénial ; **Mx**, maxillaire ; **Op**, opercule ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Smx**, supramaxillaire.

long et présente, comme l'espèce-type, une expansion lamellaire arrondie émise par le bord dorsal de l'os. Le supramaxillaire, petit, correspond à environ un cinquième de la longueur du maxillaire. La partie postérieure des prémaxillaires, les maxillaires ainsi que le dentalosplénial portent des dents marginales très discrètes de mêmes dimensions et semblables à celles de *Vinctifer*. Les écailles du flanc sont disposées sur trois rangées de mêmes dimensions. Elles sont lisses et dépourvues de ganoïne.

A. sphekodes se différencie par son corps très allongé et effilé. Toutefois, c'est la petite taille des dents maxillaires et mandibulaires qui semble être l'autapomorphie la plus marquante.

REMARQUES

Les formes associées à *A. sphekodes* sont les mêmes que dans le gisement de Cerin, et la forme effilée du corps de cette espèce peut aboutir à une confusion avec *Belonostomus tenuirostris*, l'une des espèces les plus communes à Cerin. Il est possible qu'un examen attentif de certains spécimens attribués à *B. tenuirostris*, examen portant sur la denture, la forme et les proportions relatives des écailles des rangées principales du flanc, ainsi que sur la microstructure des écailles, permettra de reconnaître la présence d'*A. sphekodes* à Cerin.

Aspidorhynchus antarcticus Richter *et* Thomson, 1989

Aspidorhynchus antarcticus Richter *et* Thomson, 1989 : 57, fig. 4.

HOLOTYPE. — BAS P. 1000a et b, BMNH (ex D.841170 British Antarctic Survey).

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Le bloc renfermant le poisson possède les caractéristiques lithologiques de la Formation Nordenkjöld (Jurassique supérieur) ; il a été découvert dans la Formation Whisky Bay (Albien), au nord de Tumbledown Cliffs, dans l'île de James Ross, péninsule Antarctique.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Aspidorhynchus* de moyennes dimensions, atteignant 22 cm du bord antérieur des pelviennes à l'extrémité de la nageoire caudale ; lobe inférieur de la nageoire caudale environ 24 % plus allongé que le lobe supérieur ; écailles lisses.

DESCRIPTION

Le spécimen (Fig. 41) est représenté par la région postérieure d'un individu isolé mesurant 22 cm, du bord antérieur des pelviennes à l'extrémité de la nageoire caudale. Compte tenu des données

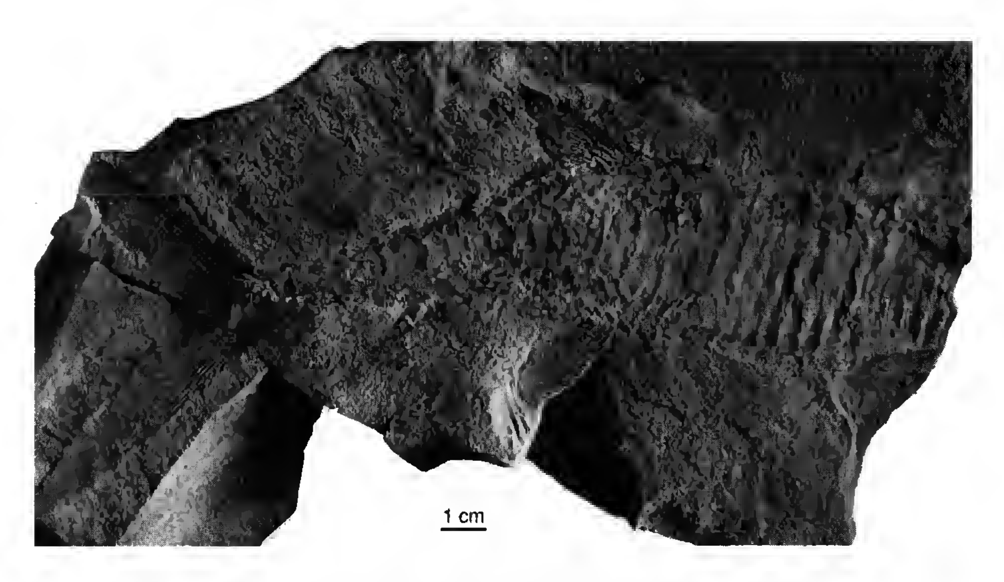


FIG. 41. — *Aspidorhynchus antarcticus* BMNH BAS P1000 : partie postérieure du corps.

méristiques et par comparaison avec *A. acutirostris*, on peut admettre qu'*A. antarcticus* ne dépassait pas 50 cm de longueur totale.

La nageoire pelvienne est incomplète et seuls quatre rayons ont pu être dénombrés. La nageoire anale possède quinze rayons dichotomisés et la dorsale onze. La nageoire caudale est fourchue. Le lobe inférieur dépasse d'environ 24 % le lobe supérieur. Celui-ci compte d'avant en arrière huit rayons non dichotomes, le huitième atteignant la longueur maximale, et huit rayons segmentés et dichotomes. Le lobe inférieur comprend sept rayons non dichotomes, le septième atteignant la longueur maximale et huit rayons segmentés et dichotomes (= les dix-huit rayons principaux de Richter & Thomson). Je n'ai pas pu faire de différence entre les rayons segmentés ou non. Cinq arcs hémaux préuraux et deux uroneuraux constituent les seuls éléments préservés de l'endosquelette caudal.

Il existe trois rangées d'écailles longitudinales plus hautes que larges ; les deux supérieures sont comparables ; la rangée inférieure est nettement plus petite et à peine plus haute que large. Plus dorsalement, on trouve quatre ou cinq rangées de petites écailles plus une d'écailles faîtières. Ventralement on compte six rangées de petites écailles rectangulaires. Toutes les écailles sont lisses et dépourvues de ganoïne.

REMARQUES

L'espèce a été créée sur la base de la morphologie des écailles, de l'inégalité des lobes de la nageoire caudale ainsi que sur le nombre de rayons de cette nageoire. L'ensemble de ces caractères semble être suffisant pour la création d'un taxon. Un second spécimen, attribué à *Aspidorhynchus* sp., sur des critères histologiques (absence de ganoïne), a été récolté *in situ* dans la Formation Nordenkjöld (Richter & Thomson 1989). Ce spécimen est ici considéré comme un probable *Vinctifer*.

Aspidorhynchus arawaki n.sp.

HOLOTYPE. — Individu conservé à la Smithsonian Institution de Washington, sous le numéro USNM 018648 (Fig. 34).

MATÉRIEL. — En plus de l'holotype, 3 spécimens sont conservés à la Smithsonian Institution : USNM 018645, USNM 018647 et USNM 018653.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Oxfordien supérieur, Basin de Viñales, Province de Piñar del Río, Cuba.

DERIVATIO NOMINIS. — *Arawaki*, référence au peuple qui vécu originellement dans la région : les Arawaks.

DIAGNOSE. — *Aspidorhynchus* de dimensions moyennes (longueur du crâne d'environ 14 cm) ; le prémaxillaire correspond environ aux deux tiers de la longueur du crâne ; les dents maxillaires sont grandes, presque autant développées que celles des autres os maxillaires et mandibulaires ; le prédentaire, trois fois plus long que haut, représente le tiers de la longueur du dentalosplénial ; présence d'une grande dent médiane dans la partie postérieure du prédentaire, beaucoup plus marquée que chez les autres espèces du genre.

REMARQUE

White (1942) a été le premier à signaler la présence d'*Aspidorhynchus* à Cuba. Cette espèce, connue jusqu'à présent par des crânes associés à la région antérieure du corps, se distingue de toutes les autres espèces du genre par la longueur importante du rostre, par des dents de mêmes dimensions sur les os maxillaires et mandibulaires, et par la présence d'une grande dent médiane dans la partie postérieure du prédentaire.

Il s'agit du plus occidental des *Aspidorhynchus* connu avec certitude et précision car identifié sur la base des synapomorphies du genre.

DONNÉES ENVIRONNEMENTALES (HABITAT ET NUTRITION)

Aspidorhynchus est connu uniquement de dépôts marins.

Selon Viohl (1994) qui a discuté la taphonomie des poissons de Solnhofen (d'où provient l'espèce-type *A. acutirostris*), le milieu de dépôt a été caractérisé par une tranche d'eau inférieure, hypersaline, mal oxygénée et azoïque et une tranche d'eau supérieure moins salée et aérée. L'activité de courants étant minimale sur le fond, ce fut probablement l'action des tempêtes qui fut responsable de la mort brutale des poissons.

La présence d'*A. acutirostris* (ainsi que d'autres taxons dont des Aspidorhynchidae) en divers gisements du Jurassique supérieur de Bavière (Solnhofen, Eichstätt, etc.), de l'Ain (Cerin) et de Nüsplinger (Württemberg), permet de disposer d'une base de comparaison solide pour cette faune durant le Jurassique européen.

Aspidorhynchus arawaki de Cuba représente le témoignage le plus occidental de ce genre dans la Téthys. La majorité des autres espèces restent limitées aux bras de mer épicontinentaux de la Téthys en France, en Allemagne et en Angleterre. Seule l'espèce *A. antarcticus*, connue dans la partie la plus méridionale du Gondwana, montre que la distribution de ce genre pouvait être cosmopolite.

Un certain nombre de ces composantes fauniques ont eu leur mouvement limité, vraisemblablement par des barrières biologiques, et un rayon d'action plus restreint (espèces endémiques de divers gisements) ; d'autres (tels les Aspidorhynchidae) étaient capables de grands déplacements tout en restant dépendants des côtes (Wenz *et al.* 1994). Ceci devait probablement être le biotope des autres espèces d'*Aspidorhynchus*.

Des spécimens d'*A. acutirostris* ont été découverts avec, dans l'appareil digestif, des restes de proies rapportés à ? *Anaethalion mayri*, *Pholidophorus macrocephalus*, *Anaethalion* sp., confirmant ainsi le mode de vie prédateur et le régime piscivore de cette espèce (Viohl 1987). Ceci devait être le régime alimentaire des autres espèces du genre, y compris d'*A. sphekodes* dont les dents mandibulaires sont de petites dimensions.

Famille ASPIDORHYNCHIDAE
Nicholson *et* Lydekker, 1889

Genre *Belonostomus* Agassiz, 1834

Aspidorhynchus Agassiz, 1833.
Belonostomus Agassiz, 1834.
Ophirachis Costa, 1856 : 13.
Hemirhynchus Kner, 1867 : 182.
Diphyodus – Lambe 1902 : 30.

ESPÈCE-TYPE. — *Aspidorhynchus tenuirostris* Agassiz, 1833.

ESPÈCES INCLUSES. — *Belonostomus tenuirostris* (espèce-type), *B. münsteri*, *B. cinctus*, *B. crassirostris*, *B. dorsetensis*, *B. longirostris*, *B. hooley*, *B. helgolandicus*, *Belonostomus* sp. « 1 », *Belonostomus* sp. « 2 » et *Belonostomus* sp. « 3 ».

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Aspidorhynchidé caractérisé par la présence de dents sur les prémaxillaires ; prédentaire de taille identique ou légèrement inférieure à celle du prémaxillaire ; un supramaxillaire présent ; maxillaire effilé avec une expansion lamellaire émise par le bord dorsal ; os du neurocrâne fusionnés ;

écailles de la ligne latérale principale plus hautes que celles des rangées immédiatement inférieure et supérieure ; présence de ganoïne sur les écailles ; hypuraux 1 et 2 fusionnés par leurs extrémités proximales et appendus à un centre ural unique.

INTRODUCTION

Le genre *Belonostomus* est très largement distribué du Kimméridgien au Maastrichtien et avec des citations au Tiffanien (Paléocène inférieur). Connu en Europe et en Amérique du Nord, il est également signalé avec doute en Inde et en Amérique du Sud. *Belonostomus* se distingue aisément des autres genres de la famille par son corps plus effilé, la présence d'un prédentaire aussi long, ou presque, que les prémaxillaires et celle de dents sur toute la longueur des prémaxillaires, ainsi que par trois séries d'écailles hautes, sur les flancs, comme *Vinctifer*.

La première mention de *Belonostomus* est celle de Baier (1757 : 10, pl. VI, fig. 4). Il figure un spécimen de Solnhofen qu'il considère comme un *Serpens marinus*. Il est amusant de noter que, comme le premier *Vinctifer*, *Belonostomus* a été confondu avec un serpent.

Le genre *Belonostomus* a été créé par Agassiz (1834) pour une espèce du Tithonien de Solnhofen qu'il avait signalée une année plus tôt sous le nom d'*Aspidorhynchus tenuirostris*. Agassiz a décrit, également en 1834, deux autres espèces d'*Aspidorhynchus* : *A. münsteri* et *A. lepturus* provenant des mêmes calcaires de Solnhofen. Les deux espèces ont été placées ultérieurement par le même auteur dans le genre *Belonostomus* comme *B. münsteri* (1837) et *B. kochi* (1834). Agassiz (1837) a ajouté une quatrième espèce pour le Tithonien de Solnhofen appelée *B. sphyraenoides* et créé en 1844 l'espèce *B. cinctus* du Turonien anglais. Postérieurement, Münster (1842), Giebel (1848), Winkler (1861), Wagner (1863), Vetter (1881) et Walther (1904) ont étudié les espèces de *Belonostomus* du Jurassique de Bavière. Costa (1853, 1856) a décrit *B. crassirostris* du Cénomanien de Dalmatie en Italie. Plus tard, Bassani (1882) a décrit *B. lesinaensis* pour le taxon antérieurement placé par Kner (? 1867) dans le genre *Hemirhynchus* (Woodward, 1895). Felix (1891) nomme *B. ornatus*, une espèce du Crétacé mexicain, en se fondant sur des os isolés de la mandibule, du maxillaire et sur quelques écailles. Woodward (1895) ajouta une espèce supplémentaire du Kimméridgien d'Angleterre, appelée *B. dorsetensis*.

Lambe (1902) a décrit un fragment de rostre de la Formation Old-man, Alberta, sous le nom de *Diphyodus longirostris*. Ce matériel sera par la suite attribué au genre *Belonostomus* par Estes (1964). Woodward décrivit *B. cinctus* (1908) du Turonien et créa, en 1916, *B. hooley* du Néocomien de Grande-Bretagne. En 1949, Saint-Seine effectua une révision de *B. longirostris* de Cerin, décrit précédemment avec d'autres espèces (cf. *B. münsteri* et *B. sphyraenoides*) par Thiollière (1849, 1850, 1873), puis par Eastman (1914). Arambourg (1954) signale la présence d'un *B.* aff. *crassirostris* dans des couches de Jebel Tselfat (Crétacé du Maroc), espèce précédemment connue des gisements du Cénomanien de Dalmatie. Gardiner (1960) a discuté et présenté une reconstitution du crâne de *B. tenuirostris* et attiré l'attention sur les ressemblances existant entre les Aspidorhynchidae et les Pholidophoridae.

Ultérieurement, beaucoup de spécimens fragmentaires de *Belonostomus* ont été décrits et considérés comme des *Belonostomus* sp., en Amérique du Nord (Bardack 1968 ; Thurmond 1974 ; Whetstone 1978) et en Europe (Dumontet & Wenz 1979).

À partir des données crâniennes, Taverne & Ross (1973) créent l'espèce *B. helgolandicus* de l'Aptien inférieur de Töck. Taverne (1981) redécrit avec plus de détails le dermocrâne et le neurocrâne de ce taxon, confirmant ainsi la validité de l'espèce. Bryant (1987, 1989) signale la présence de *Belonostomus* sp. au Tiffanien (Paléocène inférieur) dans la Formation Tongue River au nord du Dakota. S'il s'agit de spécimens en place, la famille serait donc présente au Cénozoïque inférieur.

Belonostomus tenuirostris (Agassiz, 1833)

Aspidorhynchus tenuirostris Agassiz, 1833 : T. II, 14.
Belonostomus tenuirostris Agassiz, 1834 : 388 ; 1844 : 143, 297. – Wagner 1863 : 691.
Belonostomus tubulatus Agassiz, 1837 : 127 ; 1844 : 143, 297.
Belonostomus shyraenoides (?) Thiollière, 1849 : 43.

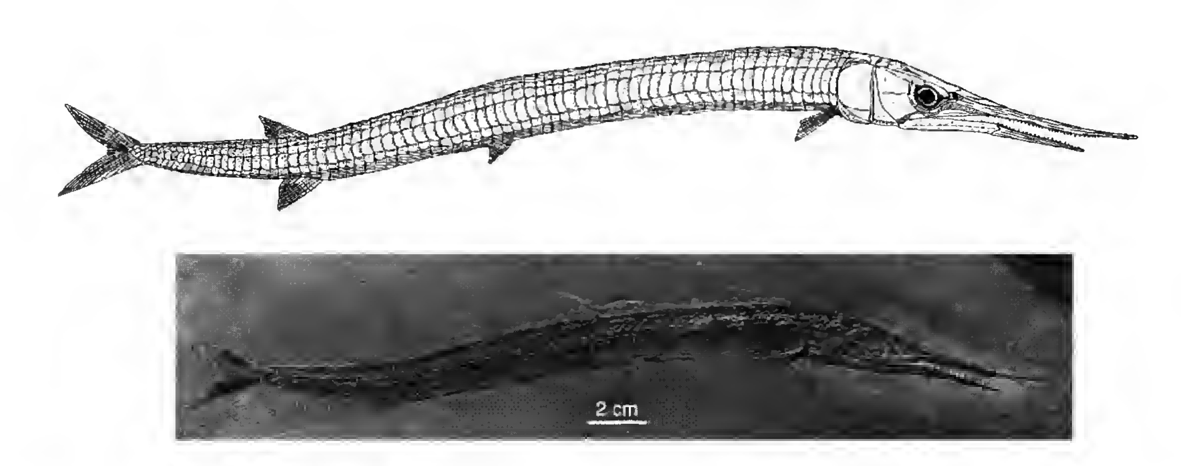


FIG. 42. — *Belonostomus tenuirostris* MNHN CRN-7 : vue générale du corps.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Tithonien de Solnhofen, Bavière, Allemagne.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Calcaires lithographiques de l'Ain, France (Kimméridgien supérieur) et de Solnhofen, Bavière (Tithonien).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de petites dimensions, atteignant une longueur standard d'environ 30 cm ; hauteur maximale du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un quinzième de la longueur standard ; crâne occupant environ un tiers de la longueur standard ; rostre 25 % plus long que la mandibule ; prémaxillaires correspondant approximativement à la moitié de la longueur totale du crâne ; prédentaire dix fois plus long que haut et représentant 65 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial articulé avec le prédentaire par une surface convexe ; dents du maxillaire petites ; dents mandibulaires grandes.

GÉNÉRALITÉS

B. tenuirostris est une petite espèce, au corps très allongé (Fig. 42) et plus effilé que ceux d'*Aspidorhynchus* et de *Vinctifer*.

Les écailles des flancs sont plus hautes que les autres et disposées selon trois séries longitudinales ; celles de la ligne latérale principale, quatre à cinq fois plus hautes que larges, sont nettement plus hautes que les autres.

La formule ptérygienne s'établit donc comme suit :

$$\frac{\quad 51 \quad}{32 \quad 49 \quad 70} \; 75$$

Les nageoires sont très reculées et peu développées et semblent plus réduites que chez les autres espèces de la famille.

DESCRIPTION

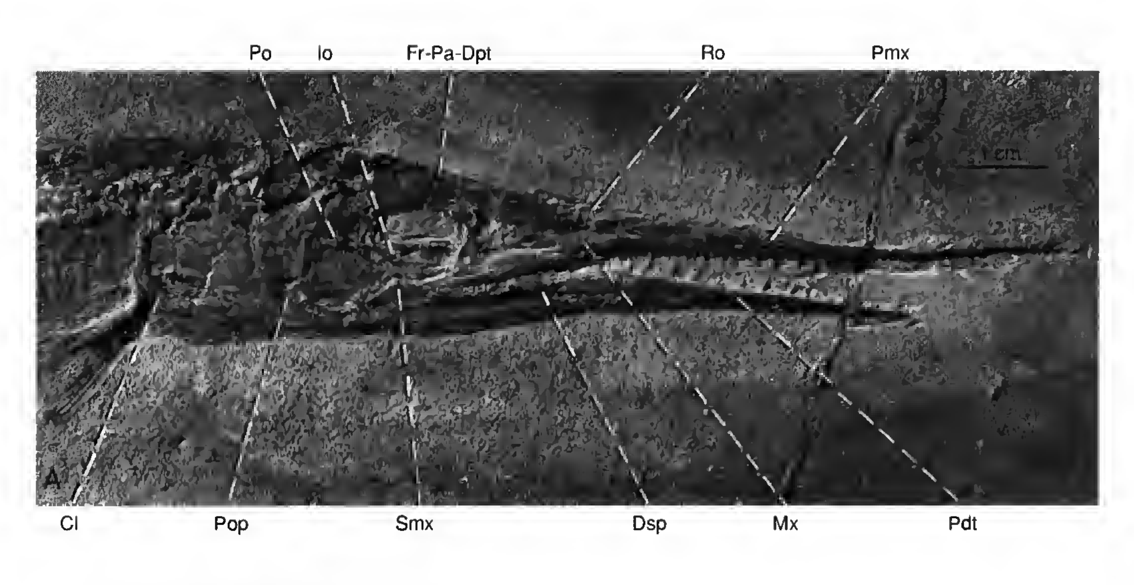
Belonostomus tenuirostris, connu depuis les travaux d'Agassiz (1833, 1834, 1837 et 1844) et de Thiollière (1849, 1850), a fait l'objet de diverses descriptions anatomiques, telles que celles de Wagner (1863), Vetter (1881), Woodward (1895), Eastman (1912, 1914) et Saint-Seine (1949). Ainsi, la présente description est-elle essentiellement comparative avec les interprétations des auteurs précédents.

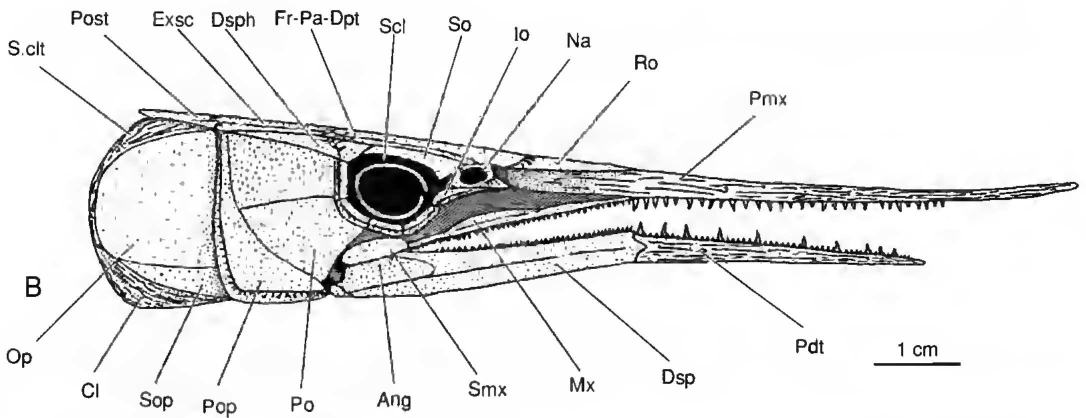
DESCRIPTION DU SQUELETTE CRÂNIEN

Os dermiques du crâne

Bien que les sutures des os dermiques soient difficiles à observer, le toit crânien de *B. tenuirostris* présente les mêmes dispositions et variations que chez les autres Aspidorhynchidae.

Saint-Seine (1949) a discuté et présenté une reconstitution de la partie postérieure du toit crânien, cette interprétation étant surtout fondée sur le trajet des canaux sensoriels. Pour cet auteur (Saint-Seine 1949, fig. 11) le toit crânien est formé, en arrière du rostre, par des frontaux allongés, des pariétaux très réduits, un supratemporal étroit et allongé antéro-postérieurement, qui « inclut probablement, sans suture visible, un élément dermosphénotique... » et un post-temporal allongé.





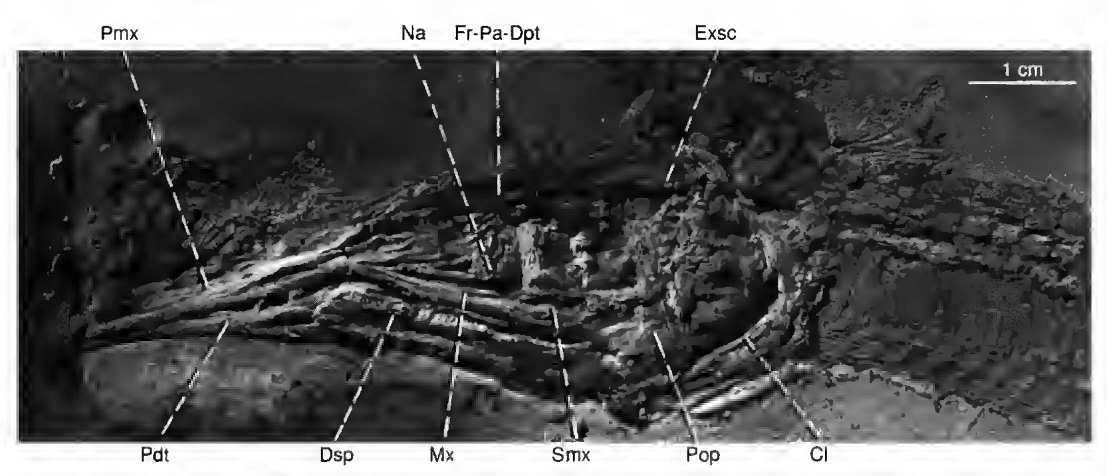


FIG. 43. — *Belonostomus tenuirostris*, vue générale de la tête : **A**, **B**, spécimen n° MNHN CRN-7 ; **C**, spécimen n° MNHN CRN-8. **Ang**, angulaire ; **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **Dsph**, dermosphénotique ; **Exsc**, extrascapulaire ; **Fr-Pa-Dpt**, fronto-pariéto-dermoptérotique ; **Io**, infraorbitaire ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Post**, post-temporal ; **Ro**, rostral ; **Scl**, anneau sclérotique ; **S.clt**, supracleithrum ; **Smx**, supramaxillaire ; **So**, supraorbitaire ; **Sop**, sousopercule.

Pour Gardiner (1960), la région postorbitaire du toit crânien de *B. tenuirostris* est constituée d'une paire de frontaux, des éléments dits « infraorbito-dermosphénotiques » latéraux par rapport au toit crânien (= postorbitaire supérieur de Saint-Seine), des pariétaux, des dermoptérotiques et des post-temporaux.

Je suis d'accord avec Gardiner (1960) concernant l'interprétation du dermosphénotique. En revanche, j'ai observé la présence d'un os rostral court et indépendant comparable à celui des autres Aspidorhynchidae. De plus, à la différence des auteurs précédents, je pense que, chez le spécimen examiné par Saint-Seine (1949), le frontal est fusionné au pariéto-dermoptérotique et que le « dermoptérotique » et le « pariétal » sont en fait des extrascapulaires.

Les prémaxillaires de *B. tenuirostris* dépassent la mandibule sur environ un tiers de leur longueur et sont munis de dents sur leurs deux tiers postérieurs.

Os de la joue (Fig. 43A-C)

Il existe cinq ou six infraorbitaux (Io), dont le premier est le plus allongé et le dernier le plus élevé, et deux plaques postorbitaires. Les infra-orbitaux situés en arrière de l'œil et les postorbitaires ne sont pas fusionnés, au moins sur certains individus. Saint-Seine (1949) et Gardiner (1960) ont figuré une seule série en arrière de l'œil traversée par le canal infraorbi-taire ; il s'agit de circumorbitaux pour Saint-Seine et d'un élément correspondant à la fusion des sousorbitaux + des infraorbitaux postérieurs pour Gardiner. La présence d'une série unique en arrière de l'œil chez certains individus n'est pas exclue mais n'a pu être prouvée. Néanmoins une telle fusion existe au moins chez les espèces de *Belonostomus* du Crétacé inférieur mexicain et du Crétacé supérieur d'Israël. L'anneau circumorbitaire est complété au-dessus de l'orbite par un supraorbitaire et un dermosphénotique (circumorbital supérieur de Saint-Seine 1949) identiques à ceux des autres Aspidorhynchidae.

Les deux postorbitaires atteignent le bord antérieur du préopercule, formant une couverture dermique complète. Le préopercule ressemble à celui d'*Aspidorhynchus* par sa forme grêle et par la disposition du canal préoperculaire.

Série operculaire

La série operculaire est très semblable à celles de *Vinctifer* et *Aspidorhynchus*. Un interopercule a été figuré, sans discussion, par Gardiner (1960, fig. 76). Il s'agit là du seul interopercule observé chez les Aspidorhynchidae.

Mâchoire supérieure

Le maxillaire (Mx) est comparable à celui d'*Aspidorhynchus*, il garde la même hauteur sur toute sa longueur, sauf au niveau de l'expansion lamellaire qui est plus basse et étendue que celle d'*Aspidorhynchus*. Il porte une rangée de dents marginales petites, pointues, et de même taille.

Il existe un supramaxillaire à l'angle postéro-supérieur. Il a une forme ovale et sa longueur correspond au quart de celle du maxillaire.

Mâchoire inférieure

Le prédentaire est dix fois plus long que haut, plus long que le dentalosplénial et plus court que les prémaxillaires. Il est muni d'une rangée de grandes dents médianes encadrées par une rangée latérale de petites dents implantées sur les bords de l'os.

Les dentalospléniaux sont bas au niveau de la symphyse prédentaire et forment, vers l'arrière, un processus coronoïde peu élevé comparable à celui d'*Aspidorhynchus*. Ils portent de grandes dents, de même taille, légèrement plus petites que celles du prédentaire. Au niveau de la symphyse, les dentalospléniaux droit et gauche forment une surface convexe unique qui s'engage dans la concavité postérieure du prédentaire.

Les autres os dermiques de la mandibule (angulaire et articulaire) semblent identiques à ceux décrits chez les autres membres de la famille. Le rétroarticulaire n'a pu être observé et devait être fusionné à l'articulaire.

Ornementation des os dermiques

Les os dermiques sont remarquablement bien ornés, d'une manière qui semble très constante d'un individu à l'autre pour un même os. Des rides très fortes s'observent sur les prémaxillaires. Les extrascapulaires et les postorbitaux présentent des rides très marquées, surtout le long des bords postérieurs.

Les fronto-pariéto-dermoptérotiques et les os de

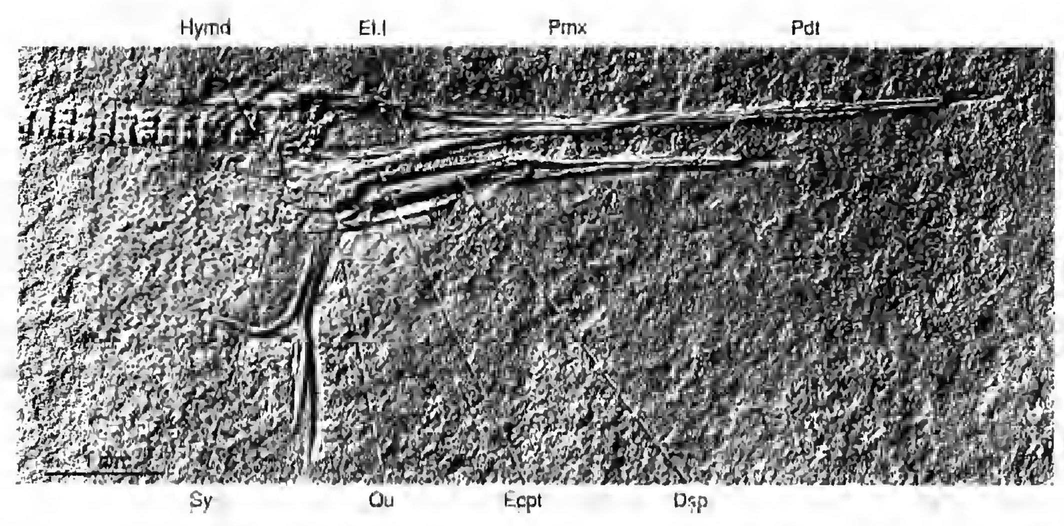


FIG. 44. — *Belonostomus tenuirostris*, spécimen n° JM 2844 : vue générale de la tête. **Dsp**, dentalosplénial ; **Ecpt**, ectoptérygoïde ; **Et.l**, ethmoïde latéral ; **Hymd**, hyomandibulaire ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Qu**, carré ; **Sy**, symplectique.

la joue présentent des tubercules épars sur toute leur surface ainsi que l'opercule. Le rostral, les os maxillaires et mandibulaires sont lisses.

Denture

On distingue deux sortes de dents : les dents robustes, visibles sur le bord oral du dentalosplénial, sur la série médiane du prédentaire et sur le prémaxillaire et les dents plus ténues, toutes de même dimension, sur les maxillaires, les bords du prédentaire et les palatins. Ce type de denture se retrouve chez presque toutes les autres espèces du genre (exception faite de *B. helgolandicus*, *B. longirostris* et l'espèce « 3 » de l'Albien du Mexique).

Suspensorium et arc hyoïde

L'articulation de la mandibule est assurée uniquement par le carré (Fig. 44), le symplectique s'appuyant contre le bord postérieur du carré sans atteindre le niveau de l'articulation.

Il m'a été impossible d'identifier l'autopalatin.

L'ectoptérygoïde, comme celui d'*Aspidorhynchus*, comprend une branche antérieure allongée et une branche postérieure qui recouvre l'entoptérygoïde et est partiellement recouverte par le carré. Il porte une plage dentée sur toute sa face interne. Bien que ses limites soient difficiles à observer, le métaptérygoïde semble très proche de celui de *Vinctifer*.

L'entoptérygoïde ressemble également à celui des autres Aspidorhynchidae. Contrairement à *Vinctifer*, et comme chez *Aspidorhynchus*, sa face mésiale est entièrement couverte de dents minuscules comme l'ectoptérygoïde.

L'hyomandibulaire de *B. tenuirostris* est trapu, moins haut que celui de *Vinctifer* et présente une lamelle antérieure très développée, aussi large que le corps de l'os.

Les autres composants de l'arc hyoïde identifiés (cératohyal proximal et cératohyal distal), ainsi que les treize rayons branchiostèges, sont identiques à ceux décrits chez *Vinctifer*.

Neurocrâne

Le neurocrâne est comparable dans ses grandes lignes à celui de *Vinctifer*, notamment par son degré d'ossification (Brito 1992).

Le parasphénoïde, fin et fragile, est proche de ceux de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*. Il est fourchu et aplati dorso-ventralement au niveau de la région ethmoïdienne. Postérieurement il est plus trapu et présente une section transversale en forme de « T ». Je n'ai pas pu observer les processus ascendants. Comme chez *Aspidorhynchus* et contrairement à *Vinctifer*, l'os présente une plage dentée au niveau du processus ascendant.

Le vomer n'est pas visible.

DESCRIPTION DU SQUELETTE POST-CRÂNIEN

Le nombre total des vertèbres oscille autour de

soixante-dix-huit, en comptant les trois ou quatre vertèbres dissimulées par l'opercule, ainsi que les quelque cinq centres préuraux qui participent au soutien de la nageoire caudale et deux éléments uraux.
Les centres vertébraux sont plus hauts que longs, avec une grande lumière notochordale. D'après Saint-Seine (1949) les vertèbres laissent entre elles un espace « apparemment dépourvu de calcification ». Ce degré d'ossification a été utilisé comme caractère diagnostique pour distinguer *B. tenuirostris* des autres formes de Solnhofen.

Nageoires paires
L'endosquelette scapulaire n'a pas été observé. Le supracleithrum bien développé et le cleithrum à deux branches sont comparables à ceux de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*. Au contraire, la nageoire pectorale est moins développée. Elle comprend sept lépidotriches insegmentés à la base, le premier est segmenté longitudinalement dans sa région distale et les suivants sont quatre fois dichotomes.
La nageoire pelvienne est beaucoup plus réduite que la pectorale et située au niveau de la trente-quatrième rangée verticale d'écailles. On compte environ six lépidotriches de même type que ceux de la nageoire pectorale.

Nageoires impaires
Les nageoires impaires sont moins développées que celles de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*.
La nageoire dorsale est composée d'environ neuf lépidotriches dont les deux premiers ne sont pas bifurqués ; le troisième et le quatrième sont les plus longs et les suivants diminuent de longueur jusqu'au dernier.
La nageoire anale compre au moins dix rayons. Comme chez *Vinctifer* et *Aspidorhynchus*, la longueur maximale de la nageoire est atteinte dès le troisième lépidotriche et décroît ensuite.
Les quelques axonostes observés de ces deux nageoires sont allongés mais, comme chez *Aspidorhynchus*, n'atteignent pas les centres vertébraux.
La nageoire caudale (Fig. 42A, B) est moins grande que celles de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus*. Les deux lobes sont égaux. Le lobe inférieur est constitué de trois rayons non segmentés, quatre rayons segmentés, le quatrième atteignant la longueur maximale, et de sept rayons branchus. Le lobe supérieur est constitué de trois rayons non segmentés, trois ou quatre rayons segmentés et de sept rayons branchus. La nageoire caudale est soutenue par cinq centres préuraux et par deux éléments uraux (Fig. 45). Les vertèbres préurales sont ossifiées. Chaque vertèbre supporte un arc neural et une épine neurale complète ainsi qu'un arc hémal et une épine hémale, cette dernière peu modifiée par rapport à la précédente. Les deux premiers centres uraux sont fusionnés. Je n'ai pas observé d'arc neuraux ni d'épuraux : il s'agit d'artéfacts de fossilisation.
On trouve quatre hypuraux identiques à ceux de *Vinctifer* et d'*Aspidorhynchus* : l'hypural 1, le plus grand, a une forme triangulaire, les suivants diminuent régulièrement de largeur (Fig. 45A, B). Les hypuraux 1 et 2, infradiastémiques, sont associés au même centre vertébral. Les deux autres (H3 et H4) sont fusionnés à leur base ; la présence d'un second centre ural individualisé est problématique. Les trois paires d'uroneuraux (Un1-3) sont courtes et ont l'extrémité distale élargie. Les uroneuraux ont donc une forme différente de ceux de *Vinctifer* et *Aspidorhynchus*. L'uroneural 1 atteint le bord postérieur du centre préural 3 ; l'uroneural 2 atteint le centre préural 2 et l'uroneural 3 n'atteint que la marge postérieure du centre préural 2 (Fig. 45).

Écailles
Trois séries longitudinales d'écailles, plus hautes que les autres, recouvrent les flancs. Celle de la ligne latérale principale est composée d'écailles quatre à cinq fois plus hautes que larges. Celles des rangées supérieure et inférieure sont approximativement deux fois plus hautes que larges. Toutes diminuent de hauteur de l'avant vers l'arrière, devenant aussi hautes que larges dans la région caudale. La région dorsale est couverte de trois rangées de petites écailles, écailles faîtières comprises ; les écailles de la région ventrale sont formées par cinq rangées de petites écailles rectangulaires.
Les formes et les dispositions des écailles sont les mêmes que chez *Vinctifer*.
Microstructure des écailles. La ganoïne, au microscope électronique à balayage, présente de minuscules tubercules comme chez *Vinctifer*. En

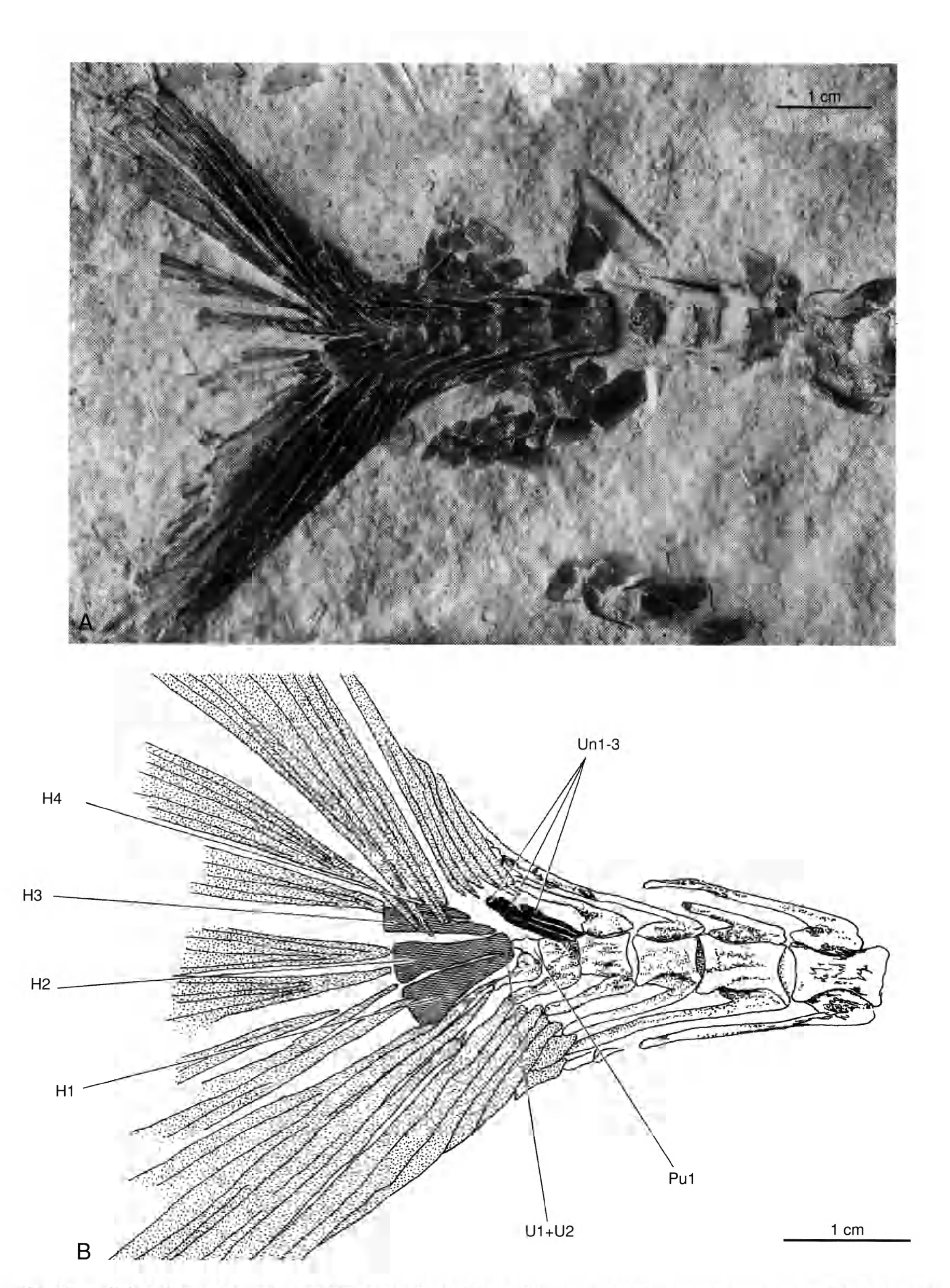


FIG. 45. — *Belonostomus tenuirostris*, spécimen n° NR 1964.XXIII.518 : **A**, **B**, nageoire et endosquelette caudal. **H**, hypural ; **Pu**, vertèbre préurale ; **U**, vertèbre urale ; **Un**, uroneural.



FIG. 46. — *Belonostomus münsteri*, MNHN SLN-174 : joue. **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire.

coupe sagittale, les écailles présentent une plaque basale osseuse épaisse recouverte par une couche de ganoïne pluristratifiée ; les deux couches sont traversées par de nombreux canalicules de Williamson (Schultze 1966).

AUTRES ESPÈCES DE *Belonostomus*

Belonostomus münsteri (Agassiz, 1834)

Aspidorhynchus münsteri Agassiz, 1834 : 70 (nommé seulement).
Belonostomus münsteri Agassiz, 1837 : 127 (nommé seulement) ; 1844 : 141, pl. XIVIIa, fig. 2.
Belonostomus speciosus Wagner, 1863 : 689.
Belonostomus muensteri Woodward, 1895 : 429.

HOLOTYPE. — BMNH P-505.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Calcaires lithographiques de Solnhofen (Tithonien), Bavière, Allemagne.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de moyennes dimensions, d'environ 40 cm de longueur standard ; hauteur maximale du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un quinzième de la longueur standard ; crâne occupant environ un quart de la longueur standard ; rostre aussi long que la mandibule ; prémaxillaire correspondant approximativement aux trois cinquièmes de la longueur totale du crâne ; prédentaire douze fois plus long que haut et représentant 60 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial s'articulant avec le prédentaire par une surface convexe ; dents maxillaires petites ; dents mandibulaires grandes.

DISCUSSION
Très fréquente dans le calcaire lithographique de Solnhofen, cette espèce se différencie de l'espèce-type par sa taille, sa morphologie (plus robuste que *B. tenuirostris*), et par la longueur subégale des prémaxillaires et des mandibules.
Les prémaxillaires sont grêles, avec une seule rangée de dents sur toute la longueur de leur bord oral (Fig. 46). Le prédentaire présente une concavité du bord postérieur dans laquelle s'encastre la convexité des dentalospléniaux. Les autres caractères crâniens sont très proches de ceux de l'espèce-type. Par rapport à *B. tenuirostris*, les nageoires pectorales sont plus grandes et les écailles de la ligne latérale principale sont moins hautes (trois fois plus hautes que larges) et celles des rangées supérieures et inférieures sont deux fois plus hautes que larges. La nageoire anale et les nageoires impaires sont comparables à celles décrites chez l'espèce-type.

REMARQUES
Les deux autres espèces, décrites à Solnhofen, semblent très proches de *B. münsteri* : *B. kochii*, créée par Agassiz (1834) comme une « espèce voisine à certains égards du *B. münsteri* mais moins allongée... » ; et *B. sphyraenoides*, créée par ce même auteur (1837) sur la base de la robustesse de la mâchoire. Ces données méristiques semblent être beaucoup trop faibles pour caractériser des taxons distincts. L'absence d'autapomorphies pour le maintien de ces espèces me fait

mettre en doute leur validité. Par ailleurs, seule une révision complète des taxons de Solnhofen permettrait d'établir des synonymies.

Belonostomus cinctus Agassiz, 1837-1843

Belonostomus cinctus Agassiz, 1837 : pl. LXVI, figs 10-13 ; 1843 : Poiss. Foss. V. II, 142. – Woodward 1888 : 145, pl. VII, figs 7-13.
Belonostomus attenuatus Dixon, 1850 : 367, pl. XXXV, fig. 4.

HOLOTYPE. — BMNH P-4266.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Turonien du Sussex et du Kent, Angleterre.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de grandes dimensions, prémaxillaires atteignant une longueur d'environ 20 cm ; rostre aussi long que la mandibule ; prédentaire de section triangulaire, environ quinze fois plus long que haut et représentant 65 % de la longueur de la mandibule, avec une gouttière longitudinale sur les parois latérales du prédentaire ; dentalosplénial s'articulant avec le prédentaire par une suture en biseau.

DISCUSSION
B. cinctus a été créée par Agassiz (1837-1843) pour d'« énormes écailles, ayant un pouce de long et au-delà, sur un quart de pouce de large... » (Agassiz 1843 : 142), associées à des fragments de mandibule et de mâchoire. Sa description est donc essentiellement fondée sur des caractères de la mandibule (Dixon 1850 ; Woodward 1888, 1895).
Woodward (1908) a proposé une diagnose spécifique fondée sur : (1) l'allongement du rostre, probablement pas moins de 24 cm ; (2) la forme très allongée de la mandibule, recouvrant la symphyse mandibulaire avec une suture oblique ; (3) l'ornementation en forme de fines gouttières longitudinales des prémaxillaires (= rostre) et du prédentaire ; (4) la présence de grandes dents pointues, coniques et bien espacées sur la série médiane du prédentaire et sur le bord oral des prémaxillaires ; (5) la présence de dents obtuses et mamelonnées sur la surface orale du splénial et d'autres os ; (6) les écailles des flancs lisses, celles de la région dorsale marquées de stries longitudinales ; (7) les écailles de la ligne latérale tronquées sur leur face inférieure et dépassant en profondeur la série située plus bas ; (8) celles de la portion antérieure de la région abdominale environ quatre fois plus profondes que larges.
Toutefois sur cette diagnose :
1. Les caractères 3, 7 et 8 et une partie des autres caractères sont des caractères génériques.
2. Seule la combinaison des caractères 1, 2, 4, 5 et 6 (*pro parte*), auxquels il faut ajouter la présence d'une gouttière longitudinale dans la paroi latérale du prédentaire, justifient le maintien de cette espèce.

REMARQUE
B. cinctus se différencie des espèces jurassiques du genre par sa suture en biseau entre le prédentaire et le dentalosplénial. Ce caractère semble être un caractère commun à toutes les espèces de *Belonostomus* du Crétacé.

Belonostomus crassirostris Costa, 1853

Belonostomus crassirostris Costa, 1853 : 29, pl. 2, figs 1, 2.
Belonostomus gracilis Costa, 1853 : 31, pl. 2, fig. 3.

HOLOTYPE. — Muséum de l'université de Naples.

DISTRIBUTION (LOCALITÉ ET ÂGE). — Cénomanien inférieur de Pietraroia, Italie et de Jebel Tselfat, Maroc.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de grandes dimensions, atteignant une longueur standard d'environ 55 cm ; hauteur maximale du corps, au niveau de l'opercule, correspondant à environ un quinzième de la longueur standard ; crâne occupant environ un cinquième de la longueur standard ; rostre dépassant la mandibule sur environ un cinquième de sa longueur ; prédentaire dix fois plus long que haut et représentant 45 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial articulé avec le prédentaire par une suture en biseau ; os maxillaires et mandibulaires garnis de dents de petites dimensions, identiques.

Costa (1853, 1856) a décrit *B. crassirostris* sur la base d'un spécimen complet d'environ 60 cm de longueur totale dont la description a été complétée par Bassani (1882) et D'Erasmo (1911, 1915). Arambourg (1954) décrit *B.* aff. *crassirostris* (Fig. 47) du Cénomanien du Maroc en utilisant comme caractères d'identification la hauteur



FIG. 47. — *Belonostomus crassirostris*, T. 114g : crâne et partie antérieure du corps figurée par Arambourg (1954, pl. 1, fig. 1). **Cl**, cleithrum ; **Dsp**, dentalosplénial ; **fn**, fosse nasale ; **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Post**, post-temporal ; **So**, supraorbitaire ; **Sop**, sousopercule.

des écailles du flanc, l'absence d'ornementation des écailles ainsi que le faible développement du « rostre ».

DESCRIPTION

En plus des caractères diagnostiques, la tête est courte, le rostre, formé par des prémaxillaires relativement courts, représente la moitié de la longueur totale du crâne. Le prédentaire, presque aussi long que le rostre, représente environ le quart de la longueur totale de ce dernier.

La nageoire pectorale, bien développée, fait environ le sixième de la longueur standard du poisson. Elle est formée par huit rayons, ramifiés dans leur partie distale (Arambourg 1954).

Les écailles du flanc sont distribuées selon trois rangées. Celles de la ligne latérale principale, les plus développées, sont environ cinq fois plus hautes que larges. Les écailles et les os dermiques ne présentent pas d'ornementation.

REMARQUES

B. lesinaensis a été créée par Bassani (1882) pour une espèce de petites dimensions (d'environ 30 cm), très proche de *B. crassirostris* et antérieurement placée dans ce taxon (Bassani 1879).

Je n'ai pas examiné le type de l'espèce et, pour cette raison, les commentaires suivants sont uniquement fondés sur les données bibliographiques.

Dans sa description originale, Bassani (1882) a indiqué que cette espèce se différenciait de l'espèce *B. crassirostris* par la robustesse du corps, ainsi que par des différences au niveau de la nageoire pectorale, de la forme des écailles et de la nageoire caudale. En observant la figure du type (Bassani 1882, pl. 1, fig. 10) je ne peux pas faire la différence entre les écailles de cette espèce et celles de *B. crassirostris*. La petite dimension des nageoires pectorale et caudale me semble plutôt être un problème de conservation. À mon avis, ce taxon doit être un synonyme de *B. crassirostris*.

Belonostomus dorsetensis Woodward, 1895

Belonostomus dorsetensis Woodward, 1895 : 433, pl. XIV, fig. 2.

HOLOTYPE. — BMNH P-6175.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Kimméridgien de Dorsetshire, Angleterre.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de moyennes dimensions, le rostre atteignant une longueur d'environ 10 cm et dépassant la mandibule sur environ 20 % de sa longueur ; prédentaire cinq fois plus long que haut et représentant 50 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial articulé avec le prédentaire par une surface convexe ; prémaxillaire et os mandibulaires garnis de grandes dents.

DESCRIPTION

Espèce connue par des os isolés, maxillaires et mandibulaires bien préservés (Fig. 48A-C).

Les prémaxillaires sont plus allongés que le prédentaire. Ils sont dentés sur les trois quarts postérieurs de leur longueur et présentent des dents de grandes dimensions diminuant de taille vers

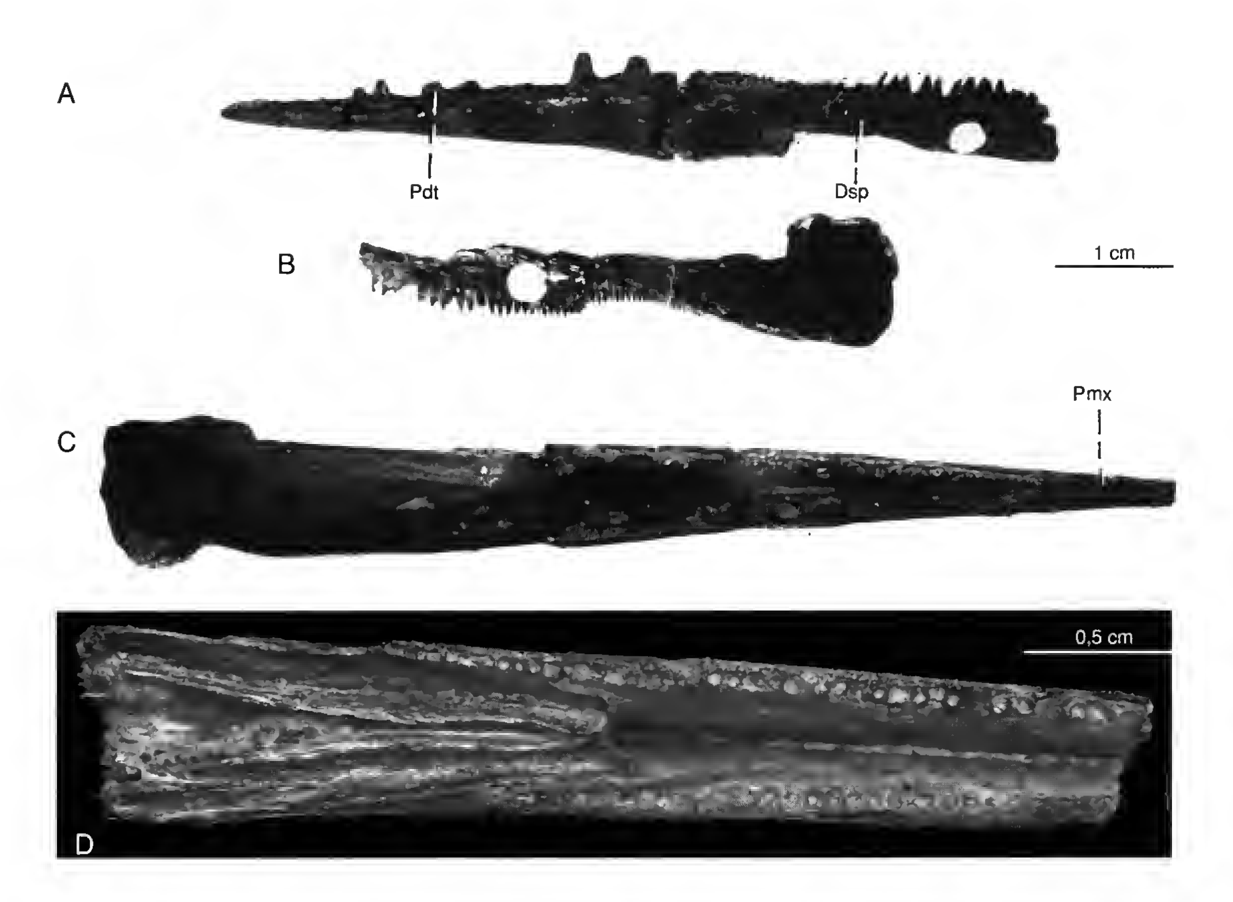


Fig. 48. — *Belonostomus dorsetensis*, BMNH P.6175 : **A**, mandibule ; **B**, ectoptérygoïde gauche ; **C**, prémaxillaires en vue ventrale. **D**, *B. longirostris*, AMNH 11601 : prémaxillaires en vue ventrale. **Dsp**, dentalosplénial ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire.

l'avant. Le prédentaire est de même longueur que le dentalosplénial. Il présente une rangée médiane de grandes dents qui diminuent de taille vers l'avant. Cette rangée médiane est encadrée, comme chez les autres espèces, par une rangée latérale de petites dents. Le dentalosplénial porte des dents de même taille, légèrement plus petites que celles du prédentaire. Contrairement aux observations de Estes (1964), la surface articulaire du prédentaire est concave, celle du dentalosplénial convexe, comme chez les autres espèces du Jurassique.

Woodward (1895, pl. XIV, fig. 2a) signale et figure un ectoptérygoïde gauche mal préservé où l'on note l'existence d'une rangée unique de petites dents diminuant de taille vers l'arrière.

Belonostomus longirostris Lambe, 1902

Diphyodus longirostris Lambe, 1902 : 30.
Belonostomus longirostris Estes, 1964 : 22, figs 12-14.

Formation et Localité-type. — Cénomanien d'Amérique du Nord.

Diagnose émendée. — *Belonostomus* de grandes dimensions, prémaxillaires atteignant une longueur d'environ 15 cm ; rostre aussi long que la mandibule ; prédentaire ellipsoïdal en coupe transversale, environ vingt fois plus long que haut et représentant 65 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial s'articulant avec le prédentaire par une suture en biseau ; canal longitudinal dans la paroi latérale du prédentaire.

En 1902, Lambe a fondé le genre monospéci-

fique *Diphyodus longirostris* sur du matériel fragmentaire, sans discuter de ses affinités. Par la suite, Hatches (1905), Brown (1907) et Cockerell (1908, 1919) ont signalé la présence de cette espèce au Crétacé supérieur des États-Unis. Estes (1964) complète sa description et la place dans le genre *Belonostomus.*

DESCRIPTION

Cette espèce n'est connue que par des spécimens fragmentaires (os isolés du crâne, notamment prémaxillaires, prédentaires et écailles) avec très peu d'éléments articulés tels que la mandibule.

Les prémaxillaires et le prédentaire sont subégaux et, au moins chez les individus de grande taille, couverts de ganoïne (Fig. 48D). Comme chez tous les Aspidorhynchidae, les prémaxillaires ont une partie superficielle, nettement ornementée de sillons subparallèles, et une partie profonde, identifiée par Estes (1964) comme des « *paired tubular "ethmoid" ossification* ». Leurs dents sont disposées sur une seule rangée (contrairement à la description de Estes), sur les deux tiers postérieurs de leur longueur, et sont plus petites que celles du prédentaire.

Le prédentaire est un os grêle, ellipsoïdal en coupe transversale, qui présente, comme chez les autres espèces, une rangée médiane de dents larges et pointues, encadrées par des petites dents marginales. L'os présente une gouttière longitudinale visible à mi-hauteur de la face latérale sur les deux tiers postérieurs, connue chez *B. cinctus.* La suture entre le prédentaire et le dentalosplénial est en biseau comme chez *B. crassirostris, B. helgolandicus* et *B. cinctus* et contrairement aux espèces du Jurassique.

Les écailles de la ligne latérale principale semblent être trois fois plus hautes que les autres écailles des flancs selon Estes (1964). Il m'a été difficile de vérifier l'exactitude de ce caractère sur des écailles isolées.

Les écailles et les os dermiques du crâne sont couverts de ganoïne mais ne présentent aucune ornementation.

REMARQUES

Les éléments rapportés à *B. longirostris* semblent être très proches de ceux de *B. cinctus* : présence d'une gouttière longitudinale sur la paroi latérale du prédentaire, forme en biseau de la suture entre prédentaire et dentalosplénial et dents seulement sur les deux tiers postérieurs du prémaxillaire. Les deux espèces se différencient par la forme ellipsoïdale du prédentaire en coupe et l'absence d'ornementation sur les écailles.

Par ailleurs, des restes attribués à *Belonostomus* sp. sont très communs dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Bardack 1968 ; Whetstone 1978 ; Bryant 1987, 1989 ; Wilson & Chalifa 1989) ; ils se distinguent de *B. longirostris* soit par la présence de dents sur toute la longueur des prémaxillaires, soit par la forme du prédentaire en coupe. Les dimensions de ces restes isolés, notamment celles des prémaxillaires et du prédentaire sont comprises entre 3 et 15 cm. Il est possible que la forme du prédentaire en coupe comme la longueur du bord oral denté dépendent de l'âge du spécimen considéré, ce qui jette un doute sur la validité spécifique de tels caractères.



FIG. 49. — *Belonostomus hooley*, BMNH P-28419 : vue ventrale du neurocrâne.

Belonostomus hooley Woodward, 1916

Belonostomus hooley Woodward, 1916 : 100, pl. XVI, figs 1-7.

PARATYPE. — BMNH P-28419.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Néocomien de l'île de Wight, Angleterre.

DESCRIPTION

Cette espèce est connue par des neurocrânes (Fig. 49), des fragments d'os crâniens, des vertèbres et des écailles articulées ou isolées.

Les neurocrânes sont fortement ossifiés en une boîte endocrânienne sans sutures et de même taille que celles de *Vinctifer*. Compte tenu de ces données, on peut estimer la longueur standard de cette espèce à environ 60 cm.

Le premier centre vertébral est fusionné au neurocrâne. Les centres vertébraux, entièrement ossifiés, sont plus hauts que longs et semblent identiques à ceux de *Vinctifer*. Les restes d'os dermiques du toit crânien sont ornés de rides irrégulières et de tubercules allongés. Les écailles de la ligne latérale principale sont plus hautes que leurs voisines ; elles sont lisses et présentent un bord postérieur crénelé, caractère utilisé par Woodward (1916), avec le degré d'ossification des vertèbres, pour établir cette nouvelle espèce. En fait, cette crénelure semble être la seule autapomorphie de cette espèce, mais ce caractère ne constitue pas un argument suffisant pour assurer la validité de *Belonostomus hooley*.

Belonostomus helgolandicus Taverne *et* Ross, 1973

Belonostomus helgolandicus Taverne *et* Ross, 1973 : 100, fig. 2, pl. I, figs 1, 2.

HOLOTYPE. — Geologish Institut der Universität Kiel s/n°.

LOCALITÉ-TYPE. — Aptien inférieur (Töck), Heligoland, Allemagne.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Belonostomus* de grandes dimensions dont le crâne atteint environ 19 cm de long ; rostre aussi long que la mandibule ; prémaxillaire correspondant approximativement à la moitié de la longueur totale du crâne ; prédentaire dix fois plus long que haut, représentant environ 50 % de la longueur de la mandibule ; dentalosplénial s'articulant avec le prédentaire par une suture en biseau ; dents maxillaires et mandibulaires discrètes.

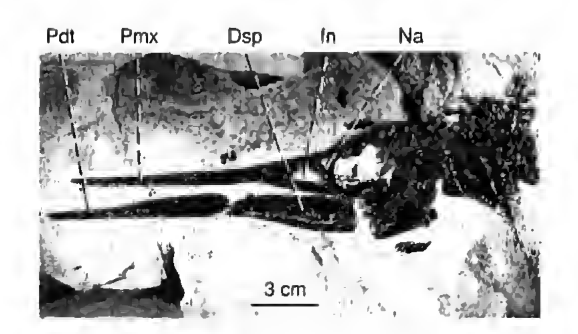


FIG. 50. — *Belonostomus helgolandicus*, holotype ; vue générale de la tête figurée par Taverne (1973, pl. 1, fig. 1). **Dsp**, dentalosplénial ; **fn**, fosse nasale ; **Na**, nasal ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire.

DESCRIPTION

Je n'ai examiné aucun spécimen de cette espèce, et mes commentaires s'appuient donc sur les données issues de la littérature.

L'espèce a été fondée par Taverne *et* Ross (1973) pour un spécimen dont seuls le crâne et la partie antérieure du corps sont préservés (Fig. 50). Taverne (1981) revient sur la description et la figuration originale grâce à la découverte de deux nouveaux spécimens.

En plus de ses caractères diagnostiques, *B. helgolandicus* se différencie des autres espèces par ses grandes proportions et la possession de dents de mêmes dimensions sur les os mandibulaires et maxillaires. La mandibule occupe 74 % de la longueur totale du crâne et le prédentaire de 9 cm de longueur correspond à 64 % de la longueur de la mandibule. L'endocrâne est formé d'une seule ossification massive. Contrairement aux autres espèces, la dentition de *B. helgolandicus* est discrète. Les os maxillaires et mandibulaires sont garnis de petites dents fines et pointues distribuées, au moins pour le prémaxillaire, le maxillaire et le dentalosplénial, sur une seule rangée. Les écailles de la ligne latérale principale sont plus hautes que les écailles supérieures et inférieures. Elles ne présentent aucun type d'ornementation.

REMARQUES

Les reconstitutions faites par Taverne (1981) sem-

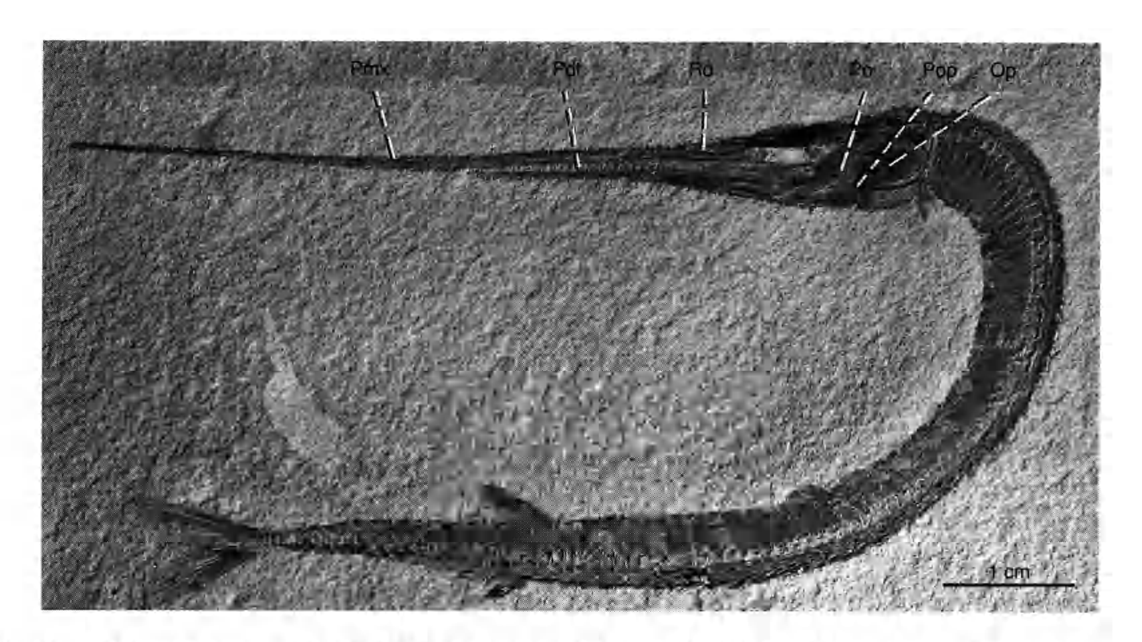


FIG. 51. — *Belonostomus* sp. « 1 », MNHN 1990-4-6a : vue générale du corps. **Op**, opercule ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Po**, postorbitaire ; **Pop**, préopercule ; **Ro**, rostral.

blent très proches des dispositions des Aspidorhynchidae que j'ai examinés, les seules différences étant la présence d'un processus quadratojugal et la présence d'un mésethmoïde allongé. Comme l'absence de quadratojugal semble être un caractère de la famille et que Taverne (*op. cit.*, fig. 5) représente cet os très postérieurement au carré et attaché à ce dernier uniquement par la base, je suppose qu'il s'agit là d'un symplectique déplacé. Le mésethmoïde représente, quant à lui, la partie profonde du prémaxillaire comme je l'avais déjà discuté (Brito 1992).

NOUVELLES ESPÈCES DE *Belonostomus*

Les trois espèces suivantes sont en cours d'étude en collaboration avec Lance Grande. J'en donne ici une brève description sans les nommer. Toutes les trois présentent des caractères significatifs du genre *Belonostomus* : forme du maxillaire et présence d'un supramaxillaire, écailles de la ligne latérale beaucoup plus hautes que celles des rangées immédiatement supérieure et inférieure et hypuraux 1 et 2 fusionnés à leurs bases.

Belonostomus **sp. « 1 »**

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN 1990-4-6 (3 exemplaires).

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Crétacé supérieur, Nammoura, Liban.

DESCRIPTION

Ce *Belonostomus* est plus petit que les autres espèces (14 cm de longueur). Le corps est très effilé, la longueur standard représentant dix-sept fois et demie la hauteur maximum du corps, atteinte au niveau de l'opercule. La tête représente environ la moitié de la longueur standard. Le rostre, formé par des prémaxillaires très longs, correspond aux deux tiers de la longueur de la tête et est deux fois et demie plus long que la mandibule. Il s'agit là de la plus grande différence entre les extrémités du rostre et de la mandibule qui ait été observée chez *Belonostomus*. Le prédentaire, grêle et court, environ dix fois plus long que haut, s'articule avec le dentalosplénial par une suture en biseau. Le prémaxillaire est garni de dents, fortes, présentes seulement sur les deux tiers postérieurs de l'os. Prémaxillaire et os mandibulaires sont également garnis de grandes dents, celles du dentalosplénial étant plus petites que celles du prédentaire. Les dents du maxillaire sont plus faibles (Fig. 51).

Comme chez les autres espèces, les écailles du flanc forment trois rangées, plus hautes que les autres, celles de la ligne latérale étant les plus

hautes. La formule ptérygienne est la suivante :

$$\frac{70}{2 \qquad 67 \qquad 88} \qquad ?$$

La colonne vertébrale comprend un nombre total de quatre-vingt-douze ou de quatre-vingt-treize vertèbres, en comptant les quatre vertèbres dissimulées par l'opercule et les centres participant au soutien de l'exosquelette caudal (quatre centres préuraux et deux ou trois éléments uraux).

La nageoire caudale est comparable à celle de *B. tenuirostris*. Les deux lobes sont égaux. Le lobe supérieur est constitué de six rayons non segmentés, le sixième atteignant la longueur maximale, et de cinq ou six rayons dichotomisés. Le lobe inférieur est constitué de sept rayons non segmentés, le septième atteignant la longueur maximale, et de six rayons dichotomisés. La nageoire caudale est soutenue par quatre centres préuraux et par deux ou trois éléments uraux. Chaque vertèbre préurale supporte un arc neural et une épine neurale complète ainsi qu'un arc hémal et une épine hémale, cette dernière peu modifiée par rapport à celle qui précède. Comme chez *B. tenuirostris*, les deux premiers centres uraux semblent être fusionnés. On peut observer quatre hypuraux identiques ainsi que trois paires d'uroneuraux (Un1-3) courts, avec leurs extrémités distales élargies. Ces éléments sont très semblables à ceux de *B. tenuirostris*.



Fig. 52. — *Belonostomus* sp. « 2 », FMNH-13883 : vue générale du corps.

Remarques

Même s'il s'agit d'une forme juvénile (les rapports crâne/longueur standard et rostre/crâne semblent proches de ceux décrits sur les individus jeunes de *V. comptoni*, atteignant 12 cm de longueur standard), les caractères évoqués plus haut justifient la séparation de la forme du Liban des autres espèces.

Belonostomus sp. « 2 »

Matériel. — Numéros FMNH-PF 13880, FMNH-PF 13881, FMNH-PF 13882 et FMNH-PF 13883.

Distribution (localité et âge). — Formation Amminadav, Crétacé supérieur, Cénomanien, Ein-Yabrud, 20 km au nord de Jérusalem, Israël.

Description

Cette petite espèce (environ 36 cm de longueur standard) se différencie des autres espèces du Crétacé par sa forme plus trapue et par ses proportions (Fig. 52). La longueur standard correspond à environ douze fois la hauteur maximum du corps au niveau de l'opercule. Le crâne occupe environ le quart de la longueur standard ; le rostre (= prémaxillaires) occupe environ la moitié de la longueur totale de la tête. Le prédentaire est long et représente 60 % de la longueur totale de la mandibule. Il s'articule avec le dentalosplénial par une suture en biseau.

Il y a environ soixante-neuf vertèbres, sans compter les trois ou quatre vertèbres dissimulées par l'opercule et les vertèbres participant au soutien de l'exosquelette caudal, qui ne sont pas visibles ou conservées.

Ces éléments permettent de différencier l'espèce israélienne de toutes les autres espèces du Crétacé. Les écailles du flanc sont ornées de rides parallèles au bord postérieur des écailles. La constance de ce caractère pourrait constituer une différence supplémentaire avec les autres espèces.

Belonostomus sp. « 3 »

Matériel examiné. — Numéro provisoire FMNH (voir appendice 2).

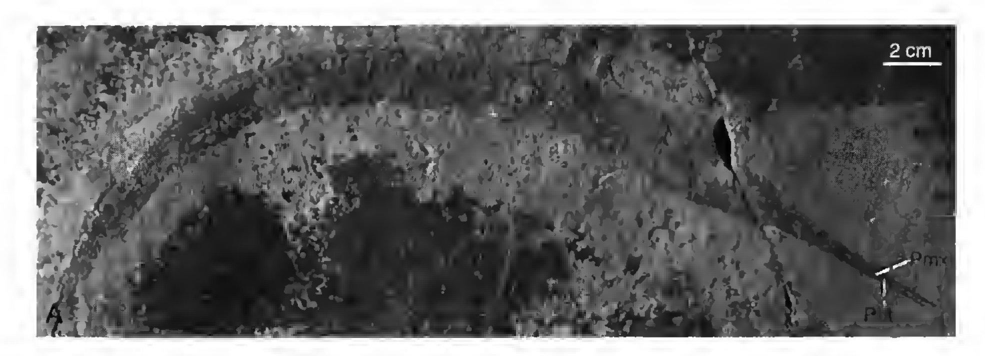
Distribution (localité et âge). — Formation Morelos, Crétacé inférieur, Albien, « Tlayua Quarry », Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexique.

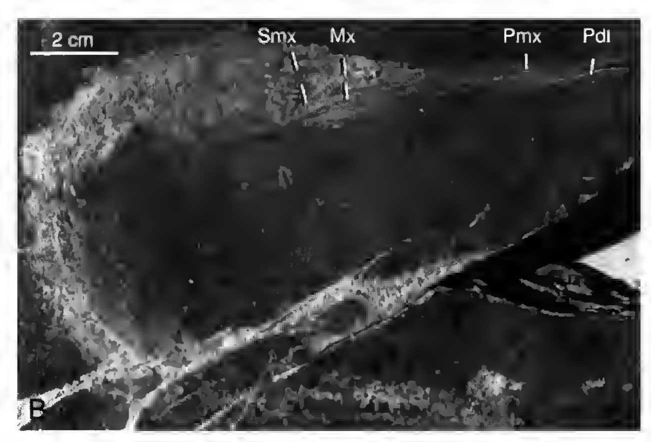
Description

Applegate (1996) signale la présence de *Belonostomus* dans la Formarion Morelos, mais sans donner explicitement de caractères séparant la forme mexicaine des autres espèces. Cette espèce, très fréquente dans le calcaire de la Formation Morelos, est actuellement en cours de description par Brito & Grande. Je peux indiquer ici que l'espèce mexicaine se différencie des autres espèces nord-américaines par ses faibles dimensions (longueur standard d'environ 25 cm). Le crâne occupe environ un tiers de la longueur totale du corps (Fig. 53A) ; le rostre occupe environ la moitié de la longueur totale de la tête ; le rostre et la mandibule sont subégaux. Le prémaxillaire, grêle, correspond à la moitié de la longueur totale du crâne. Le maxillaire est identique à celui décrit chez les autres espèces. Le supramaxillaire, dont la longueur correspond au quart de celle du maxillaire, est situé à l'angle postéro-supérieur de ce dernier et est de forme ovale. Contrairement aux autres espèces, le supramaxillaire est perpendiculaire à l'axe postérieur du maxillaire (Fig. 53B, C). Le prédentaire est environ deux fois plus court que la mandibule, il est quinze fois plus long que haut et s'articule avec le dentalosplénial par une suture en biseau.

Comme *B. helgolandicus* et *B. longirostris*, la forme mexicaine présente une denture très discrète formée de petites dents fines, distribuées sur une seule rangée sur le bord oral des os maxillaires et mandibulaires.

Les trois rangées d'écailles principales du flanc sont plus hautes que les autres ; celles de la ligne latérale étant les plus hautes. On compte environ soixante-douze ou soixante-treize rangées verticales d'écailles depuis le bord postérieur du





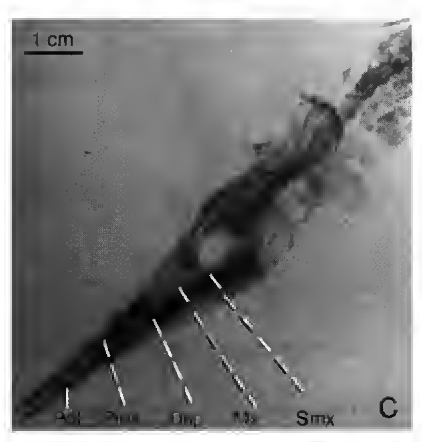


Fig. 53. — *Belonostomus* sp. « 3 » : **A**, vue générale du corps (FMNH 13483) ; **B**, vue générale du corps (FMNH 13484) ; **C**, vue générale du crâne (FMNH 13489). **Dsp**, dentalosplénial ; **Mx**, maxillaire ; **Pdt**, prédentaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **Smx**, supramaxillaire.

supracleithrum dont huit ou neuf estimées juste en avant de la caudale. La nageoire pelvienne débute avec la vingt-huitième rangée verticale d'écailles, l'anale avec la quarante-cinquième et la dorsale avec la quarante-huitième.
Les caractères qui viennent d'être évoqués ici justifient la séparation de la forme mexicaine de toutes les autres espèces du genre.

REMARQUES
Une autre espèce, *B. ornatus* (Felix, 1891), a été signalée dans le Néocomien du Mexique à partir d'un matériel fragmentaire. Cette grande espèce partage un caractère avec *B. cinctus* et *B. longirostris* (le prédentaire présentant une gouttière longitudinale visible à mi-hauteur de la face latérale et sur ses deux tiers postérieurs) et ne peut en aucun cas être confondue avec *Belonostomus* sp. « 3 » de l'Albien du Mexique.
La localité d'où proviennent les spécimens de *B. ornatus* n'a pas été retrouvée (Applegate comm. pers. 1993).

AUTRES RESTES ATTRIBUÉS À *Belonostomus*
Des restes attribués à *Belonostomus* peuvent être classés en quatre catégories.
La première est constituée par des restes isolés (os maxillaires et mandibulaires, écailles) rapportés au genre *Belonostomus*, sans détermination spécifique. Elle inclut le taxon décrit du Kimméridgien du Havre (Dumontet & Wenz 1979) ainsi que tous les restes attribués à ce genre découverts en Amérique du Nord (Bardack 1968 ; Whetstone 1978 ; Bryant 1987, 1989 ; Wilson & Chalifa 1989).
La deuxième catégorie groupe des espèces nominales créées à partir d'un matériel fragmentaire. Connu par un fragment de mandibule, (?) *B. leptosteus* du Bathonien d'Oxfordshire, Angleterre, nommée par Agassiz (1844) et postérieurement décrite et figurée par Phillips (1871), doit très probablement appartenir à *Aspidorhynchus crassus*. *B. genevensis* Pictet (1850) du Néocomien de Suisse a été fondée sur la base d'un tronc mal préservé et *B. ornatus* Felix (1891) du Néocomien du Mexique a été nommée à partir d'os isolés : maxillaires, prédentaires et dentalospléniaux, écailles et vertèbres. Ces deux dernières espèces sont des *Belonostomus* incontestables d'après la forme des écailles (*B. genevensis* et *B. ornatus*) et celle du prédentaire (*B. ornatus*). Aucun élément ne permet d'en assurer la détermination spécifique. *B. ornatus*, qui présente la gouttière longitudinale connue chez *B. cinctus* et *B. longirostris*, pourrait tomber en synonymie avec ce dernier.
La troisième catégorie groupe des espèces mal définies et qui devraient tomber en synonymie telles que *B. pygmaeus* Winkler, 1871, fondée sur un exemplaire immature des calcaires lithographiques de Solnhofen et que rien ne distingue de *B. tenuirostris* ou de *B. münsteri*. *B. matteuzi* et *B. dalmaticus* du (?) Cénomanien de Croatie (Kramberger-Gorjanovic 1895) sont probablement synonymes de *B. crassirostris* Costa (1856).
La quatrième concerne des restes attribués à *Belonostomus* mais que, pour des raisons paléobiogéographiques, je rapporte au genre *Vinctifer*. Il s'agit de *Belonostomus* sp. du Kimmétidgien d'Argentine (Leanza *et* Zeiss, 1990) et de *Belonostomus* sp. du Crétacé de Guinée Équatoriale (Taverne, 1969).

ESPÈCE RETIRÉE DU GENRE *Belonostomus*

« *Belonostomus* » *carinatus*
Mawson *et* Woodward, 1907

HOLOTYPE. — BMNH 10062-P.

FORMATION ET LOCALITÉ-TYPE. — Formation Candeias, Groupe Bahia, (?) Barrémien, Salvador, État de Bahia, Brésil.

Mawson & Woodward (1907) ont rapporté des écailles articulées provenant du Crétacé inférieur de Bahia, Brésil, à l'espèce « *Belonostomus* » *carinatus*, qu'ils ont comparées à celles de *B. sweeti* (= *Vinctifer sweeti*). *B. carinatus* fut, par la suite, citée par de nombreux auteurs comme une espèce valide de *Belonostomus* (voir Carvalho 1982).
Les écailles de la région postérieure du corps (Fig. 54) sont de grandes dimensions avec une carène simple et aiguë émergeant aux alentours du centre et s'étendant postérieurement par une épine proéminente. Le reste de la surface exposée

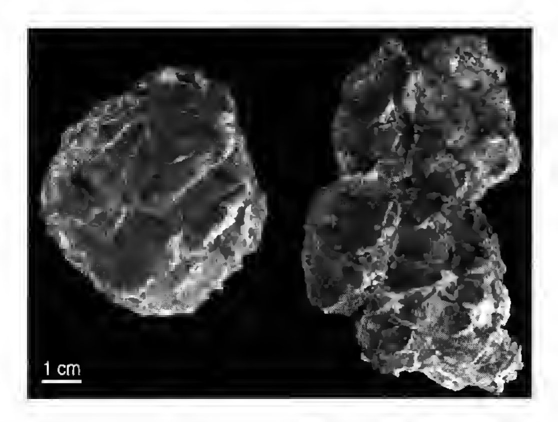


FIG. 54. — « *Belonostomus* » *carinatus*, BMNH 10062-P : écailles.

est lisse ou marqué par des rides très fines. D'après mes observations, ces écailles sont très différentes de celles des Aspidorhynchidae et peuvent plutôt être rapportées à de nombreux groupes d'« Holostéens ».

DONNÉES ENVIRONNEMENTALES (HABITAT ET NUTRITION)

La plupart des espèces de *Belonostomus* ont été trouvées dans des couches d'origine marine. Seul *Belonostomus longirostris* du Maastrichtien d'Amérique du Nord et le *Vinctifer* sp. du Barrémien de la Formation Missão Velha (NE Brésil) proviennent de sédiments réputés d'eau douce. Il est probable que ces formes ont été capables d'incursions en eau douce ou étaient même adaptées à une vie franchement dulçaquicole.

Belonostomus a occupé, très probablement, les mêmes biotopes cosmopolites qu'*Aspidorhynchus*. Des spécimens de *B. tenuirostris* comportent des restes de proies dans l'appareil digestif : cf. *Leptolepides* sp., *Notagogus* sp., et même un Rhynchocéphale appartenant probablement à *Homoeosaurus* (Eastman 1914 ; Saint-Seine 1949). Ceci confirme le mode de vie prédateur et le régime piscivore de cette espèce, comme ceux des autres espèces du genre.

ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE

L'objectif de cette deuxième partie est de fournir une hypothèse sur les relations phylogénétiques des Aspidorhynchidae au sein des Neopterygii, en se fondant sur les données morphologiques extraites de divers complexes ostéologiques. Ces relations seront analysées en utilisant la méthode cladistique de Hennig (1966).

CHOIX DES GROUPES-FRÈRES

Suivant les auteurs, les Aspidorhynchidae ont été diversement classés à l'intérieur des Actinopterygii. Les interprétations de Patterson (1973, 1977), Patterson & Rosen (1977) et Mainwaring (1978) sur les Aspidorhynchidae, en tant que Teleostei primitifs, restent les plus reconnues actuellement.

Établir le groupe-frère primitif des Teleostei (dont les Aspidorhynchidae semblent faire partie) est problématique, car il n'existe pas de consensus sur la phylogénie des Neopterygii. Fondamentalement, il existe deux points de vue divergents concernant le groupe-frère des Teleostei. La première hypothèse, proposée par Patterson (1973, 1975, 1977), Wiley (1976), Schultze & Wiley (1984) et résumée par Lauder & Liem (1983), considère les Halecomorphi (Amiiformes, Caturidae, Ophiopsidae, Parasemionotidae) comme le groupe-frère des Teleostei, ces deux taxons formant le clade des Halecostomi ; les Ginglymodi (= Lepisostidae) sont considérés comme le groupe-frère des Halecostomi (Fig. 55A).

Des idées différentes ont été proposées par Olsen (1984), Véran (1988) et Olsen & McCune (1991). Les premiers considèrent les Semionotiformes (clade formé par les Semionotidae + Lepisosteidae + Macrosemiidae) comme le groupe-frère des Teleostei ; les Halecomorphi comme le groupe-frère des Semionotiformes + Teleostei ; les Parasemionotidae forment le groupe-frère des (Halecomorphi (Semionotiformes + Teleostei)), l'ensemble formant les Neopterygii (Fig. 55B).

La seconde, Véran (1988) s'oppose à l'interprétation d'Olsen (1984), Olsen & McCune (1991), et n'accepte pas les Lepisosteidae comme le groupe-frère des Macrosemiidae et des Semionotidae. Dans cette interprétation, les Lepisosteidae (Ginglymodi *sensu* Patterson 1973) représentent le clade de Neopterygii le plus primitif et seraient donc le groupe-frère de

l'ensemble (Parasemionotidae + (Halecomorphi + (Macrosemiidae + (Semionotidae + Teleostei)))). Les deux points de vue diffèrent sur l'interprétation de l'articulation de la mâchoire. Chez les Teleostei et les Semionotidae, le symplectique se termine directement avec le carré, ce qui est considéré comme une synapomorphie des Teleostei. Chez les Halecomorphi, par contre, le symplectique fait partie de l'articulation de la mâchoire, ce qui est considéré comme l'état primitif par Véran (1988), mais comme état dérivé par Olsen (1984) et Olsen & McCune (1991).
Les relations phylogénétiques entre les Neopterygii sont donc controversées. Afin d'avancer une hypothèse quant à ces relations, j'ai été conduit à faite établir une matrice de données concernant la définition de l'intragroupe (appendice 1) et à l'analyser tous PAUP.

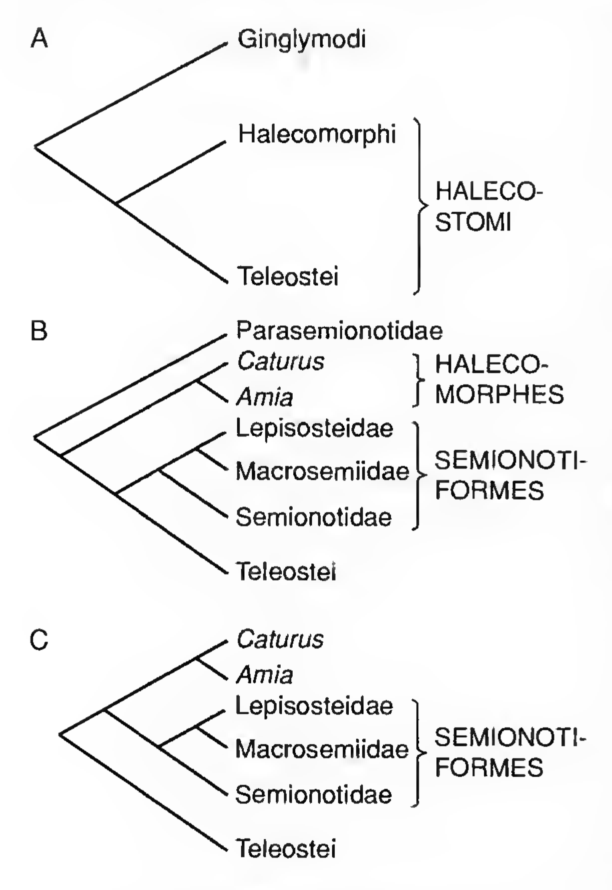


FIG. 55. — Résumé des relations phylogénétiques des Neopterygii proposés par **A**, Patterson (1973) ; **B** et **C**, Olsen & MacCune (1991).

CHOIX DES EXTRA-GROUPES

J'utiliserai plus d'un extra-groupe afin de réduire la possibilité qu'une synapomorphie du premier extra-groupe soit plésiomorphe (Watrous & Wheeler 1981 ; Maddison *et al.* 1984).
Les extra-groupes ont été choisis sur la base des analyses cladistiques précédentes des Actinopterygii fossiles (Olsen 1984 ; Gardiner & Schaeffer, 1989 ; Olsen & McCune 1991) et des connaissances anatomiques les plus complètes possibles en s'adressant à des espèces spécialement bien conservées : cf. *Pteronisculus* (Nielsen 1942) et *Watsonulus* (Lehman 1952 ; Olsen 1984).

CHOIX DES TAXONS TERMINAUX

Pour l'analyse des Neopterygii, j'ai pris en compte un certain nombre de taxons (12) dans le but de tester la monophylie des Neopterygii. La raison pour laquelle j'utilise ces taxons (sauf les exceptions mentionnées auparavant) au niveau générique est liée aux limites opérationnelles trouvées pour cette analyse. Le choix du genre en tant qu'unité de base de mon analyse est donc un choix méthodologique qui permettra d'offrir un plus large éventail des variations morphologiques.

SÉRIE DE TRANSFORMATIONS DES CARACTÈRES

Cette analyse phylogénétique repose sur trente-sept caractères anatomiques, pris de différents complexes, et deux caractères histologiques. La correspondance topographique entre les unités osseuses est utilisée comme première évidence d'homologie. La polarisation fondée sur l'extra-groupe ou sur l'ontogénie est utilisée comme deuxième pas dans cette même analyse. Pour les états de caractères, voir l'appendice 1 (matrice de caractères).
Seules les analyses qui ont résulté d'un test de parcimonie peuvent supporter l'état de monophylie défini par les synapomorphies (Hennig 1966 ; Patterson 1982 ; Rieppel 1988 ; Pinna 1991).
De nombreux caractères sont extraits de la littérature comme indiqué ci-après. Dans la liste qui suit, les caractères 4, 6, 8 et 14 sont ordonnés.

LISTE DE CARACTÈRES

1. Rapport entre les os du neurocrâne chez les individus adultes :
0 - oblitération des sutures.

1 - os non fusionnés.

2. Myodome antérieur :
0 - présent.
1 - absent.

3. Région ethmoïdienne (modifié d'après Olsen & McCune 1991) :
0 - ossifiée.
1 - ossification réduite.
2 - type Téléostéen (avec au moins trois ossifications : un supraethmoïde et une paire d'ethmoïdes latéraux).
Selon Olsen & McCune (1991), la réduction de l'ossification ethmoïdienne est une synapomorphie des Semionotidae + Macrosemiidae + Lepisosteidae. Elle peut être expliquée par l'absence de myodome antérieur. Ce caractère homoplasique est aussi présent chez *Amia*, où seuls les ethmoïdes latéraux et les pré-ethmoïdes sont connus. Chez les Teleostei, en plus des ethmoïdes latéraux, il y a une série d'os supplémentaires, parmi lesquels le supraethmoïde médian (Patterson 1973, 1975).

4. Myodome postérieur :
0 - présent, confiné au prootique.
1 - présent, pénétrant dans le basioccipital.
2 - absent.
La présence d'un myodome postérieur pair est un caractère primitif des Actinopterygii. L'augmentation de taille de ces myodomes a entraîné leur confluence, provoquant également la migration postérieure de la fissure otico-ventrale. Chez les Teleostei, le myodome traverse la fissure otico-ventrale et pénètre dans le basioccipital.

5. Fosse de Bridge (Olsen & McCune 1991) :
0 - présente.
1 - confluente avec la fosse post-temporale.

6. Fosse post-temporale :
0 - absente.
1 - présente.
La fermeture de la fissure crânienne provoque des changements concomitants dans le neurocrâne. Les caractères suivants (7, 8, 9 et 11) concernent cette fermeture. En vue dorsale, le supraoccipital et l'épioccipital s'étendent vers l'avant dans la région otique, l'épioccipital déplaçant le ptérotique de sorte que ce dernier s'ossifie à partir d'un centre situé au-dessus de la facette hyomandibulaire et du canal semicirculaire externe. En vue latérale, les régions subvagale et supravagale de l'exoccipital s'étendent dans la région otique, avec perte, d'abord de l'opisthotique, puis de la partie endochondrale de l'intercalaire.

7. Opisthotique (Olsen & McCune 1991) :
0 - individualisé.
1 - absent.

8. Supraoccipital :
0 - absent.
1 - présent et dans la région occipitale.
2 - présent et dans la région otique.

9. Intercalaire enchondral (Olsen & McCune 1991) :
0 - présent.
1 - absent.
La présence d'un intercalaire enchondral situé postéro-dorsalement par rapport au foramen du vague, et qui se développe comme un composant latéral de l'arc occipital est l'état primitif chez les Actinopterygii.

10. Intercalaire de type Amiidae :
0 - présent.
1 - absent.

11. Position du foramen du nerf vague (X) par rapport à l'exoccipital (Olsen & McCune 1991) :
0 - situé dans la fente.
1 - inclus dans l'exoccipital.

12. Processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique :
0 - absent.
1 - présent.

13. Vomer :
0 - (plaque osseuse) indifférencié.
1 - pair.
2 - impair.
Il n'y a pas de vomer chez *Polypterus* ni chez les chondrostéens actuels. La structure paire nommée « vomer » chez *Pteronisculus* semble tout

simplement être une plaque osseuse située entre l'entoptérygoïde et le parasphénoïde.

14. Extension du parasphénoïde sous la fissure otico-ventrale :
0 - atteint la fissure otico-ventrale.
1 - s'étend au-delà de la fissure otico-ventrale, sous la moitié antérieure du basioccipital.
2 - s'étend au-delà de la fissure otico-ventrale, jusqu'à la partie postérieure du basioccipital.
Le caractère 14 a été ordonné comme suit. L'allongement progressif de la partie postérieure du parasphénoïde forme une série de transformations morphologiques évidentes :
– chez quelques Paleoniscidae du Dévonien, le parasphénoïde se termine postérieurement, au niveau de la fissure otico-ventrale située immédiatement en arrière de la fosse hypophysaire ;
– chez d'autres Paleoniscidae et un certain nombre d'Actinopterygii plus évolués, le parasphénoïde se termine également au niveau de la fissure otico-ventrale mais celle-ci est située plus en arrière que chez les formes précédentes ;
– chez *Pholidophorus bechei*, le parasphénoïde se termine sous la moitié antérieure du basioccipital, à mi-chemin entre les foramens des nerfs glossopharyngien et vague ;
– chez tous les autres Actinopterygii, le parasphénoïde s'étend jusqu'à la partie postérieure du basioccipital, au-delà du foramen du vague.

15. Dents du parasphénoïde :
0 - parasphénoïde denté en avant du processus ascendant.
1 - plage dentée sur la partie postérieure du parasphénoïde.
2 - parasphénoïde édenté.

16. Position du foramen de la carotide interne (Patterson 1977) :
0 - situé dans une encoche du parasphénoïde.
1 - inclus dans le parasphénoïde.

17. Prémaxillaire :
0 - fixe, présent en dessous du rostral.
1 - fixe en forme de tube rostral qui s'insère dans la région ethmoïdienne du neurocrâne.
2 - mobile, présent latéralement par rapport au rostral.
3 - se situe latéralement ou en dessous du rostrodermethmoïde.
Ce caractère n'a pas été ordonné en raison du fait que l'état (2) ou l'état (3) ne sont vraisemblablement pas dérivés de l'état (1), mais que tous trois dérivent de l'état (0).

18. Maxillaire :
0 - fixe.
1 - mobile.

19. Supramaxillaire :
0 - absent.
1 - un.
2 - deux.
La présence d'un supramaxillaire est considérée comme une synapomorphie des Halecostomi (Patterson 1973). La présence de deux supramaxillaires est un caractère dérivé des Teleostei.

20. Extrascapulaires :
0 - plusieurs paires.
1 - une paire.
Ce caractère a été considéré par Olsen & McCune (1991) comme une synapomorphie des Lepisosteidae + Macrosemiidae. En réalité, ce caractère n'est pas exclusif de ce groupe car il est également retrouvé chez de nombreux Paleoniscidae, chez quelques Amiidae, chez *Dapedium* et chez quelques espèces de *Lepidotes* (Wenz & Brito 1996).

21. Préopercule :
0 - en forme de croissant.
1 - à deux branches.

22. Position du canal préoperculaire :
0 - parallèle au bord antérieur.
1 - proche du bord postérieur.

23. Interopercule :
0 - absent.
1 - présent.
Olsen & McCune (1991) ont proposé comme caractère « interopercule réduit ou absent ». Depuis Patterson (1973), la présence d'un interopercule est considérée comme une synapomorphie des Halecostomi. Étant donné que la réduction de l'interopercule est un caractère diffi-

cile à définir, deux états peuvent exister : la présence et l'absence. Un espace séparant la mâchoire de l'interopercule est observé chaque fois que la mandibule est de petite taille comme chez les Teleostei et les Macrosemiidae.

24. Prédentaire :
0 - absent.
1 - présent.

25. Processus coronoïde :
0 - absent.
1 - présent.

26. Susangulaire :
0 - présent.
1 - absent.

27. Gulaire :
0 - présente.
1 - absente.

28. Forme du suspensorium :
0 - facette d'articulation pour l'hyomandibulaire inclinée.
1 - facette d'articulation pour l'hyomandibulaire horizontale.

29. Articulation entre le symplectique et la mandibule (Patterson 1973 ; Véran 1988) :
0 - le symplectique s'articule avec la mandibule.
1 - le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule.

30. Articulation entre le symplectique et l'hyomandibulaire (Véran 1988) :
0 - s'articule directement.
1 - un joint de tissu fibreux remplace l'articulation.

31. Processus postéro-ventral du carré :
0 - absent.
1 - présent.

32. Quadratojugal :
0 - présent.
1 - absent.
Chez les Actinopterygii primitifs, le quadratojugal est un petit os dermique situé ventralement par rapport à la branche verticale du préopercule et supportant une ligne sensorielle verticale. Chez *Lepisosteus*, le quadratojugal apparaît latéralement comme un petit élément (Wiley 1976 ; Arratia & Schultze 1991). Une épine indépendante interprétée comme un quadratojugal est mentionnée chez *Semionotus*, *Dapedium*, *Tetragonolepis*, *Hulletia* et *Probalecites* (*cf.* Lambers 1992) et chez les Macrosemiidae (Véran 1988, fig. 28e).
Le quadratojugal est perdu chez les Halecomorphi et les Teleostei (Patterson 1973). Chez ces derniers, le processus postéro-ventral situé sur le carré était habituellement interprété comme un quadratojugal. Comme ce processus ne présente pas de canal sensoriel vertical, et comme il n'y a pas de preuve ontogénétique d'une homologie entre le processus membraneux du carré et le quadratojugal, cette structure ne peut être définie comme un quadratojugal (*cf.* Arratia & Schultze 1991 pour la discussion). C'est le cas d'*Ichthyokentema* (Griffith & Patterson 1963), des Pachycormidae (Lambers 1992), des Pholidophoridae (Patterson 1973), des Leptolepidae et des Teleostei évolués.

33. Clavicule :
0 - présente.
1 - absente ou réduite.
Chez les chondrostéens, il existe de grandes clavicules qui précèdent les cleithrums et qui s'affrontent médianement. Chez les Actinopterygii les plus évolués, les clavicules sont absentes ou réduites.

34. Propterygium de la nageoire pectorale (Patterson 1977) :
0 - libre.
1 - fusionné avec le premier rayon de la nageoire.

35. Arcs uraux neuraux (Patterson 1977) :
0 - non modifiés.
1 - modifiés en uroneuraux.
Les arcs uraux neuraux modifiés en uroneuraux de type Teleostei ont été considérés comme homologues des « uroneuraux de type particulier » des Pachycormidae et de *P. bechei* (Patterson 1973, 1977). Cette homologie est mise en doute par Arratia & Lambers (1996), lesquels estiment que ces structures ont des ori-

gines différentes. Le problème est loin d'être résolu, toutefois mon analyse considérera les « uroneuraux » des Pachycormidae, de *P. bechei* ainsi que de *Belonostomus* comme étant différents de ceux du type Teleostei.

36. Présence de liaison « *peg-and-socket* » sur les écailles :
0 - présente.
1 - absente.

37. Canalicules de Williamson :
0 - présents.
1 - absents.
Les tissus osseux des « sub-holostéens » et des holostéens sont caractérisés par la présence de structures qui n'existent pas dans les os des autres poissons et des tétrapodes : les canalicules de Williamson. Ces canaux contiennent des processus cytoplasmatiques des cellules situées à la surface de l'os qui ne sont pas incluses dans les tissus durant la croissance.

38. Type d'écaille :
0 - ganoïde.
1 - élasmoïde.
2 - cycloïde.

39. Hypuraux 1 et 2 des individus adultes (Arratia 1991) :
0 - associés aux centres uraux 1 et 2 séparés.
1 - associés à un composant ural unique (centres uraux 1 et 2 fusionnés).

Résultats

Les résultats de cette analyse utilisant l'option « *Branch-and-bound search* » du programme PAUP 3.1 (Swofford 1993) ont généré trois arbres également parcimonieux (Fig. 56A-C), d'une longueur de soixante-dix-neuf pas (ci = 0,60, ri = 0,70). L'arbre de consensus strict de ces trois topologies (Fig. 57) retient un total de huit noeuds pour quatorze taxons terminaux.

Monophylie des Neopterygii

Les résultats obtenus confirment la monophylie des Neopterygii. Ceux-ci constituent un clade monophylétique fondé sur les cinq synapomorphies suivantes :
1. L'état (1) du caractère 33 (clavicule absente ou réduite).
2. L'état (2) du caractère 14 (extension du parasphénoïde au-delà de la fissure otico-ventrale, sous la partie postérieure du basioccipital), *P. bechei* présente l'état (1) de ce caractère

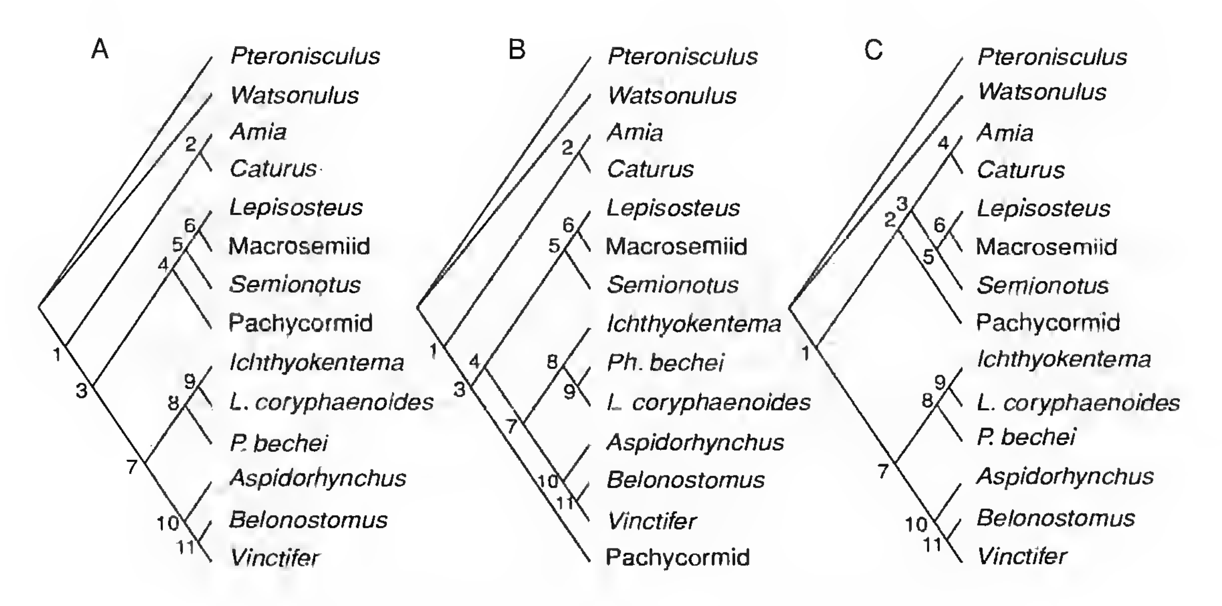


Fig. 56. — Les trois arbres les plus parcimonieux. Longueur de 79 pas (ci, 0,60 ; ri, 0,70).

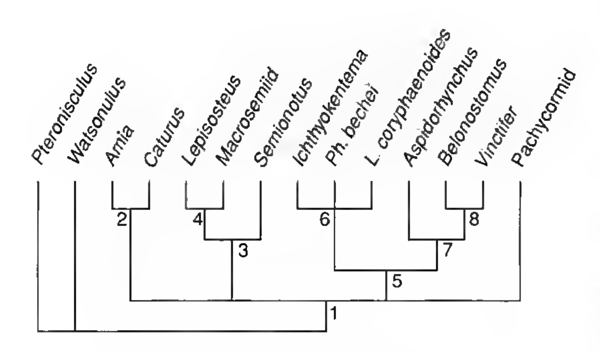


Fig. 57. — Arbre de consensus strict.

comme chez l'extra-groupe *Watsonulus*.

3. L'état (1) du caractère 15 (présence d'une plage dentée sur la partie postérieure du parasphénoïde), avec une réversion chez *Caturus* et *Ichthyokentema* (= état (0) denté sur toute sa longueur, à partir du processus ascendant), et chez *Vinctifer* (= état (2) parasphénoïde édenté).

4. L'état (1) du caractère 21 (préopercule en deux branches) avec une réversion chez *Amia*.

5. L'état (1) du caractère 32 (absence de quadratojugal) avec une réversion chez les Semionotiformes.

Dans la topologie 2, l'état (1) du caractère 1 (os du neurocrâne non fusionnés) est, lui aussi, une apomorphie des Neopterygii ; dans cette topologie, ce caractère subirait donc une réversion chez *Caturus*, *P. bechei*, *L. corhyphaenoides* et *Belonostomus* + *Vinctifer*.

Dans la topologie 3, l'état (1) du caractère 29 (le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule) étaye, lui aussi, le nœud 1. Ceci pourrait impliquer une double réversion chez les Halecomorphi et chez *Vinctifer*, où l'articulation mandibulaire est assurée par le carré et par le symplectique.

Relations phylogénétiques entre les Neopterygii

La première grande différence structurale (= topologique) intervient au niveau des relations entre les trois groupes majeurs de Neopterygii (*cf.* Halecomorphi, Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune 1991, et Teleostei) et la position des Pachycormidae parmi eux. Trois hypothèses concurrentes se dégagent :

1. Dans la première topologie (Fig. 56A), les Teleostei constituent le groupe-frère des Pachycormidae + Semionotiformes.

2. Dans la deuxième topologie (Fig. 56B), les Pachycormidae forment le groupe-frère des Teleostei + Semionotiformes.

3. Dans la troisième topologie, les Pachycormidae sont le groupe-frère des Halecomorphi + Semionotiformes (ces derniers constituant les Holostei, nœud 3) (Fig. 56C).

L'existence de trois hypothèses de relations de parenté à ce niveau basal serait liée aux différences d'interprétations des séries de transformations des états des caractères 1, 7, 9, 27 et 29.

Dans la première topologie (Fig. 56A), le nœud 3 (Teleostei (Pachycormidae + Semionotiformes)) est étayé par l'état (1) du caractère 29 (le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule) qui présente une réversion chez *Vinctifer*. Les Pachycormidae et Semionotiformes forment un groupe monophylétique sur la base de l'état (1) du caractère 1 (os du neurocrâne non fusionnés), homoplasique chez *Amia*, *Ichthyokentema* et *Aspidorhynchus* ; et de l'état (1) du caractère 9 (absence d'intercalaire enchondral) codé « ? » pour les Pachycormidae, et homoplasique chez *Amia* et *L. coryphaenoides*.

Dans cette topologie, le caractère 7 étaye séparément la monophylie des Halecomorphi (nœud 2) et celle des Semionotiformes (nœud 5). Le caractère 27 étaye seulement celle des Semionotiformes et est homoplasique chez les Aspidorhynchidae (nœud 10) et chez *Ichthyokentema*.

Dans la deuxième topologie (Fig. 56B), le nœud 3 (Pachycormidae (Teleostei + Semionotiformes)) est, comme dans l'arbre précédent, étayé par l'état (1) du caractère 29 (le symplectique ne s'articule pas avec la mandibule) réversé chez *Vinctifer*. La monophylie des (Teleostei + Semionotiformes) est étayée par l'état (1) du caractère 27 (absence de gulaire) avec une réversion chez *P. bechei* et *L. coryphaenoides*.

Dans cette topologie, le caractère 1 se trouve à un niveau plus basal (nœud 1) et est considéré comme une réversion chez *Caturus*, le nœud 9

(*P. bechei* + *L. corhyphaenoides*) et le nœud 11 (*Belonostomus* + *Vinctifer*) ; le caractère 7 étaye séparément les monophylies des Semionotiformes et des Halecomorphi mais est homoplasique chez *L. coryphaenoides* ; le caractère 9 étaye, lui aussi, le nœud 5, homoplasique chez *Amia* et *L. coryphaenoides*.
Dans le troisième arbre (Fig. 56C), le nœud 2 (Pachycormidae (Halecomorphi + Semionotiformes)) est soutenu par l'état (1) du caractère 1 (os du neurocrâne non fusionnés), homoplasique chez *Ichthyokentema* et *Aspidorhynchus* et avec une réversion chez *Caturus* ; et par l'état (1) du caractère 9 (absence d'intercalaire enchondral), douteux chez les Pachycormidae et homoplasique chez *L. coryphaenoides*. *Caturus* présente une réversion pour ce caractète. Le nœud 3 (Halecomorphi + Semionotiformes) est défini par l'état (1) du caractère 7 (opisthotique absent), homoplasique chez *L. coryphaenoides*.
Dans cette topologie, le caractère 27 étaye la monophylie des Semionotiformes (mais il est homoplasique chez *Ichthyokentema* et chez les Aspidothynchidae) et le caractère 29 soutient le nœud 1 (niveau basal des Neopterygii) avec une réversion chez les Halecomorphi et chez *Vinctifer*.

Les trois groupes majeurs de Neopterygii (*cf.* Halecomorphi, Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune 1991, et Teleostei) apparaissent bien comme des clades sur les trois topologies obtenues.

Les Halecomorphi forment un groupe monophylétique fondé, au moins, sur les trois synapomorphies communes aux trois topologies ; ce sont :
1. L'état (1) du caractère 10 (présence d'intercalaire de type Amiidé).
2. L'état (1) du caractère 36 (absence de liaison « *peg-and-socket* » sur les écailles), homoplasique chez les Halecomorphi et chez *L. coryphaenoides* (et tous les Teleostei plus dérivés).
3. L'état (1) du caractère 38 (type élasmoïde des écailles).
Dans les topologies 1 et 2 (Fig. 56A, B), l'état dérivé du caractère 7 (absence d'opisthotique) définit les Halecomorphi, il est par contre homoplasique chez les Semionotiformes et chez *L. coryphaenoides*.

Dans la topologie 3, l'état plésiomorphe du caractère 29 (double articulation de la mandibule) est une réversion qui étaye la monophylie des Halecomorphi ; cet état de caractère est également présent chez *Vinctifer*.

Les Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune (1991) sont considérés comme un groupe monophylétique sur la base de quatre autapomorphies :
1. L'état (1) du caractère 2 (absence de myodome antérieur).
2. L'état (1) du caractère 3 (réduction des ossifications de la région ethmoïdienne).
3. L'état (1) du caractère 11 (foramen du nerf vague dans l'exoccipital), ce dernier caractère étant homoplasique car on le retrouve chez *L. coryphaenoides*.
4. L'état plésiomorphe du caractère 32 (présence de quadratojugal) considéré comme une réversion.
L'état (1) du caractère 7 étaye la monophylie des Semionotiformes sur les topologies 1 et 2, étant homoplasique chez les Halecomorphi et chez *L. coryphaenoides*. Sur la topologie 2, l'état (1) du caractère 9 est une synapomorphie au niveau du clade Semionotiformes, il est homoplasique pour *Amia* et *L. coryphaenoides* ; finalement, sur les topologies 1 et 3, l'absence de gulaire (état (1) du caractère 27) définit, elle aussi, la monophylie des Semionotiformes et est une homoplasie pour *Ichthyokentema* et les Aspidorhynchidae.

Les Teleostei forment un groupe monophylétique incontestable sur la base de cinq synapomorphies :
1. La présence de supraoccipital.
2. L'état (2) du caractère 13 (vomer impair).
3. L'état (2) du caractère 17 (prémaxillaire mobile) postérieurement transformé chez les Aspidorhynchidae (état (1) ; prémaxillaire fixe, en forme de tube rostral).
4. L'état (1) du caractère 31 (présence d'un processus postéro-ventral du carré).
5. L'état (1) du caractère 35 (arcs uraux neuraux modifiés comme des uroneuraux).
Un autre état de caractère étaye, lui aussi, dans la deuxième topologie, la monophylie des Teleostei. Il s'agit de :

6. La présence de susangulaire, qui présente une réversion chez *P. bechei et L. coryphaenoides*.

Une analyse phylogénétique qui utilise la biologie moléculaire (r RNA) et concerne *pro parte* les Actinopterygii, a été présentée par Patterson au Symposium « *Phylogenetic problems concerning major groups of fish* » à Copenhague (août 1994). Ses résultats admettent l'existence du clade (*Lepisosteus* + *Amia*), correspondant à la seconde topologie présentée ici.

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES TELEOSTEI

Deux niveaux de résolution sont présentés pour les Teleostei. L'arrangement trouvé chez les topologies 1 et 3 est le suivant : (((*Ichthyokentema* + *L. corhyphaenoides*) *P. bechei*) + (*Aspidorhynchus* (*Belonotomus* + *Vinctifer*))) (Fig. 56A, C).

L'arrangement du deuxième arbre présente : (((*P. bechei* + *L. corhyphaenoïdes*) *Ichthyokentema*) + (*Aspidorhynchus* (*Belonotomus* + *Vinctifer*))) (Fig. 56B).

Dans les topologies 1 et 3, *Ichthyokentema* et *L. corhyphaenoides* forment un groupe monophylétique dont la définition repose sur quatre synapomorphies :

1. L'état (2) du caractère 8 (supraoccipital présent et dans la région otique).
2. L'état (2) du caractère 38 (type d'écaille cycloïde).
3. L'état (1) du caractère 5 (fosse de Bridge confluente avec la fosse post-temporale, homoplasique avec *Pachycormus*).
4. L'état (1) du caractère 39 (hypuraux 1 et 2 associés à un composant ural unique chez les individus adultes). Ce caractère est, en réalité codé « ? » chez *Ichthyokentema*. De ce fait, pour *Ichthyokentema*, l'état de ce caractère est équivoque. Je ne considère pas qu'il soit valable de discuter en détail les résolutions potentielles de ce caractère ; le plus économique est de supposer qu'*Ichthyokentema* présente l'état dérivé (1) de ce caractère. Si tel est le cas, ce caractère serait restreint à une apparition indépendante au niveau de ce clade et à une autre, homoplasique, au niveau du clade 11 (*Belonostomus* + *Vinctifer*).

Le clade 8, correspondant au nœud ((*Ichthyokentema* + *L. corhyphaenoides*) + *P. bechei*), est étayé par six synapomorphies :

1. L'état (2) du caractère 3 (région ethmoïdienne de type Téléostéen).
2. L'état (1) du caractère 16 (foramen de la carotide inclus dans le parasphénoïde).
3. L'état (1) du caractère 34 (propterygium de la nageoire pectorale fusionné avec le premier rayon de la nageoire), homoplasique chez les Macrosemiidae.
4. L'état (2) du caractère binaire 19 (présence de deux supramaxillaires), avec une réversion à l'état « 1 » (présence d'un seul supramaxillaire) chez *Ichthyokentema*.
5. L'état (1) du caractère 4 (myodome postérieur pénétrant dans le basioccipital), avec une réversion chez le taxon terminal *Ichthyokentema*.
6. L'état (2) du caractère 17 (prémaxillaire mobile, présent latéralement par rapport au rostral).

Dans la deuxième topologie (Fig. 56B), le clade 9, correspondant au nœud (*P. bechei* + *L. corhyphaenoides*), est étayé par les cinq synapomorphies suivantes :

1. L'état plésiomorphe du caractère 1 (oblitération des sutures des os du neurocrâne).
2. L'état (1) du caractère 4 (myodome postérieur pénétrant dans le basioccipital).
3. L'état (2) du caractère 19 (présence de deux supramaxillaires).
4. L'absence de susangulaire (état (1) du caractère 26), ici interprété comme une réversion au sein des Teleostei.
5. L'état (0) du caractère 27 (présence de gulaire), homoplasique chez les Halecomorphi et les Pachycormidae.

Sur cette topologie, le clade 8 ((*P. bechei* + *L. corhyphaenoides*) + *Ichthyokentema*) est étayé par six synapomorphies :

1. L'état (2) du caractère 3 (région ethmoïdienne de type Téléostéen).
2. L'état (1) du caractère 5 (fosse de Bridge confluente avec la fosse post-temporale), homoplasique avec *Pachycormus* et avec une réversion chez *P. bechei*.
3. L'état (2) du caractère 8 (supraoccipital pré-

sent, dans la région otique), avec une réversion à l'état (1) chez *P. bechei*.
4. L'état (1) du caractère 16 (foramen de la carotide inclus dans le parasphénoïde).
5. L'état (2), du caractère 17 (prémaxillaire mobile, présent latéralement par rapport au rostral.
6. L'état (2) du caractère 38 (type d'écaille cycloïde) avec une réversion chez *P. bechei*.

La topologie de l'arbre 2 est identique à celle des résultats précédents (Patterson 1977 ; Patterson & Rosen 1977 ; Mainwaring 1978).

MONOPHYLIE DES ASPIDORHYNCHIDAE
Les Aspidorhynchidae forment un groupe monophylétique, défini dans les trois arbres par quatre synapomorphies non-ambiguës, qui sont :
1. L'état (1) du caractère 12 (présence d'un processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique).
2. L'état (1) du caractère 17 (prémaxillaires fixes en forme de tube rostral qui s'insère dans la région ethmoïdienne du neurocrâne).
3. L'état (1) du caractère 22 (position postérieure du canal préoperculaire).
4. L'état (1) du caractère 24 (présence du prédentaire).

Trois autres synapomorphies étayent les Aspidorhynchidae :
5. L'état (0) du caractère 23 (absence de l'interopercule), caractère qui est une réversion chez les Aspidorhynchidae et chez *Lepisosteus*.
6. L'état plésiomorphe du caractère 26 (présence de susangulaire), homoplasique avec les Halecomorphi et avec *Ichthyokentema* (topologies 1 et 3).
7. L'état (1) du caractère 27 (absence de gulaire), homoplasique avec les Semionotiformes et avec *Ichthyokentema* (arbres 1 et 3).

MONOPHYLIE DE *Belonostomus* + *Vinctifer*
Elle est étayée par les synapomorphies suivantes :
1. L'état (1) du caractère 39 (hypuraux 1 et 2 associés à un composant ural unique, chez les individus adultes), homoplasique au moins avec *L. corhyphaenoides*.
Belonostomus et *Vinctifer* sont différents d'*Aspidorhynchus* et ressemblent à *L. coryphaenoides* par la présence d'une fusion des deux premiers centres uraux (U1 et U2), qui supportent les deux premiers hypuraux. La présence d'un composant ural unique supportant deux hypuraux peut être due, soit à la fusion des centres uraux 1 et 2, soit, chez quelques Teleostei, à la perte de n'importe lequel des centres uraux (Schultze & Arratia 1988, 1989 ; Arratia 1991).
Un seul centre ural composé (1 et 2), portant deux hypuraux et deux arcs hémaux, est présent chez quelques spécimens de *L. coryphaenoides*, le « Teleostei sp. 1 », *Doneykos*, *Lusiichthys* et *Pachythrissops laevis* selon Arratia (1991).
Deux centres uraux distincts, non fusionnés et portant chacun un hypural, sont présents chez *Aspidorhynchus* ainsi que chez le juvénile de *Vinctifer* (état plésiomorphe du caractère). Les deux centres uraux se sont donc fusionnés au cours de l'ontogénie produisant le composant ural unique U1 + U2. Chez les Halecomorphi, les Pachycormidae et les Pholidophoridae, les centres uraux 1 et 2 ne sont pas fusionnés (Arratia 1991).
2. Dans le deuxième arbre, l'état plésiomorphe du caractère 1 (fusion et même oblitération des sutures des os neurocrâniens chez les individus adultes) subit, dans cette topologie, une réversion. Il est homoplasique, chez les Caturidae et le clade 9 (*P. bechei* + *L. corhyphaenoides*).
La monophylie du clade confirme la non-validité de la famille des Vinctiferidae proposée par Santos (1990). Toutefois, une diagnose pour ce clade demanderait la découverte de nouveaux caractères et une meilleure résolution des relations de parenté entre les espèces de *Belonostomus* et de *Vinctifer*, dont quelques-unes sont très mal conservées.

Finalement, *Vinctifer* présente trois autapomorphies qui sont :
1. L'état (2) du caractère 15 (parasphénoïde édenté).
2. L'état plésiomorphe du caractère 19 (absence de supramaxillaire). Depuis le travail de Patterson (1973), la présence d'un supramaxillaire a été considérée comme une synapomorphie des Halecostomi (Halecomorphi + Teleostei). L'absence de supramaxillaire chez *Vinctifer* est homoplasique chez *Lepisosteus* et les Macrosemiidae, et chez les Actinopterygii primitifs (*Pteroniscubus*). Cet état de caractère chez

Lepisosteus + Macrosemiidae peut ne pas avoir exactement la même valeur phylogénétique que chez les formes plus primitives (Wenz & Brito 1996) ; chez *Vinctifer*, l'absence de supramaxillaire est plutôt une autapomorphie liée au fait que le maxillaire se projette vers l'arrière par sa grande plaque postérieure.

3. La réversion du caractère 29 (double articulation symplectique/carré avec la mandibule). Chez les Neopterygii, la double articulation a été considérée comme la principale synapomorphie des Halecomorphi (Patterson 1973). *Vinctifer* présente une réversion de ce caractère, homoplasique chez les Halecomorphi et chez les Actinopterygii primitifs. Cette observation prouve, du moins pour les Aspidorhynchidae, la possibilité de réversion d'un caractère au sein d'une même famille. Une autre solution pour l'interprétation de ce caractère a été donnée par Véran (1988), qui estime qu'il présente un degré de généralité plus élevé.

Discussion

Les seuls résultats publiés dans une optique cladistique sur la phylogénie des Aspidorhynchidae au sein des Actinopterygii sont ceux de Patterson (1973, 1977), de Patterson & Rosen (1977) et de Maisey (1991).

Patterson (1973) a le premier placé les Aspidorhynchidae dans la subdivision des Teleostei, même s'il ne discutte pas de manière approfondie le problème de la famille au sein des Teleostei. Il justifie ce rapprochement par la structure de l'endosquelette caudal. Comme chez les Pholidophoridae *sensu stricto*, les centres préuraux sont chordaux et les centres uraux, non ossifiés, présentent des arcs neuraux pairs, allongés et modifiés en uroneuraux rudimentaires qui ne s'étendent pas vers l'avant sur les centres préuraux. Il conclut que la famille représente un groupe monophylétique et utilise la présence d'uroneuraux rudimentaires pour montrer que Saint-Seine (1949) a correctement envisagé la place des Aspidorhynchidae avec les Pholidophoridae et les Leptolepidae. Ultérieurement, Patterson (1977) propose une phylogénie pour les Teleostei où les Aspidorhynchidae sont placés, après les Pachycormidae, à la base de ce clade.

Cet auteur dénombre cinq synapomorphies pour les Aspidorhynchidae dont un certain nombre mérite d'être commenté.

1. Arcs uraux neuraux modifiés en uroneuraux au lieu d'être non-modifiés. Comme il a été montré précédemment, les uroneuraux des Aspidorhynchidae (cf. *Belonostomus* et *Vinctifer*) sont homologues de ceux de *Leptolepis coryphaenoides*. Arratia & Lambers (1996) ont montré que la morphologie des « uroneuraux » des Pachycormidae diffère de celle des uroneuraux des Teleostei par le fait que, chez les Pachycormidae, ces éléments seraient impairs et médians.

2. Prémaxillaire mobile et petit, en position latérale par rapport au rostral, au lieu d'être fixe, et situé en dessous du rostral. Les prémaxillaires des Aspidorhynchidae sont allongés, situés en avant et en dessous du rostral, fixes et forment des tubes qui s'emboîtent dans la région ethmoïdienne (Brito 1992). Chez les Pachycormidae, les prémaxillaires se situent latéralement ou en dessous du rostrodermethmoïde (Lambers 1992), c'est cette disposition qui permettrait probablement au maxillaire d'être légèrement mobile. Un prémaxillaire mobile est observé chez les Pholidophoridae ainsi que chez *Leptolepis coryphaenoïdes*. Le maxillaire des Aspidorhynchidae n'est pas mobile.

3. Foramen de la carotide interne inclus dans le parasphénoïde, au lieu d'être représenté par une encoche dans le bord du parasphénoïde. En réalité, la carotide interne passe dans une encoche du bord du parasphénoïde (Brito 1992). Cette disposition, qui est une synapomorphie, est inconnue chez presque tous les Pachycormidae (Arratia & Lambers 1996). Ce caractère est, de plus, observé chez certains poissons non-Teleostei tels que *Hulettia*, *Dapedium*, *Tetragonolepis* ainsi que d'autres Actinopterygii (Arratia & Lambers *op. cit.*).

4. Propterygium de la nageoire pectorale fusionné avec le premier rayon de la nageoire, au lieu d'être libre. Le propterygium est libre chez les Aspidorhynchidae ainsi que chez les Pachycormidae (Jessen 1972, pl. 25, fig. 2 ; Arratia & Lambers 1996).

5. Sept épuraux, au lieu de huit ou plus. Même s'ils sont difficiles à trouver, il semble y avoir moins de sept épuraux chez les Aspidorhynchidae.

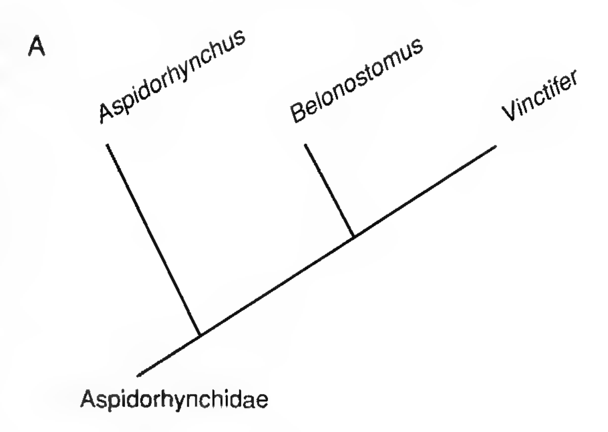
À ces cinq caractères, il faut ajouter le problème posé par le vomer (caractère 8 de Patterson *op. cit.*, vomer impair médian au lieu de vomer pair). Patterson a décrit la présence d'un vomer impair à partir du clade *Ichthyokentema*. En réalité, il existe un vomer impair chez tous les Aspidorhynchidae (Brito 1992). À l'exception d'*Hiodon* et d'*Osmerus*, un vomer médian est connu chez tous les Teleostei à partir du grade Pholidophoridae. Un vomer impair est également connu chez d'autres Actinopterygii comme *Lepidotes*, *Dapedium*, les Pycnodontidae et *Bobasatrania*. Une telle disposition est probablement liée à une alimentation de type broyeur (Patterson 1975 ; Brito 1992). Bien que la présence d'un vomer impair soit reconnue comme un caractère partagé par la majorité des Teleostei, il existe chez les Aspidorhynchidae et pourrait être lié à la forme allongée du museau.

Dans un autre travail, Patterson & Rosen (1977) avaient retenu seulement trois synapomorphies pour les Teleostei (les caractères 1 et 2, ci-dessus, plus la présence de « plaques basibranchiales dentigères impaires »). Ce dernier caractère est inconnu chez les Aspidorhynchidae. Comme il a été indiqué précédemment, seul l'un des caractères, invoqué par Patterson (1977) et Patterson & Rosen (1977) pour regrouper les Aspidorhynchidae avec les autres Teleostei (*cf.* caractère 1), peut être retenu.
Bien qu'elle repose sur une seule synapomorphie, la monophylie des Teleostei (*sensu* Patterson *op. cit.*) reste l'hypothèse la plus acceptable dans l'état actuel de nos connaissances.

Dans son travail sur *Vinctifer*, Maisey (1991) assure, lui aussi, que les Aspidorhynchidae sont des Teleostei primitifs. Il propose trois hypothèses pour leurs relations phylogénétiques : (1) « les Aspidorhynchidae représentent le groupe-frère de tous les autres Teleostei (incluant les Pachycormidae, les « Pholidophoridae » et les « Leptolepidae ») » ; (2) « les Aspidorhynchidae représentent le groupe-frère des Pachycormidae (d'après la morphologie du rostre) » ; (3) « les Aspidorhynchidae occupent une position phylogénétique plus évoluée par rapport aux Pachycormidae et aux « Pholidophoridae » (suggéré par la morphologie de la nageoire caudale ; cette position ne correspond pas aux autres caractères cladistiquement primitifs du groupe) ». Dans le même article, Maisey a présenté le premier cladogramme fondé sur les caractères des différents genres d'Aspidorhynchidae, cladogramme qui ne diffère topologiquement pas du cladogramme obtenu dans mon analyse.

DISTRIBUTION DES ASPIDORHYNCHIDAE ET REMARQUES PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Notre étude des Aspidorhynchidae, d'après des données essentiellement morphologiques, produit un cladogramme de taxons (Fig. 58A) à partir duquel on peut construire un autre



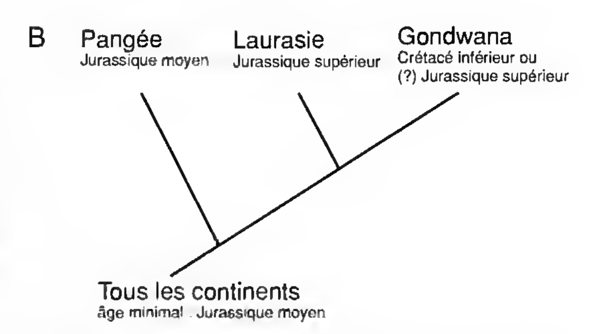


FIG. 58. — Relations phylogénétiques et biogéographiques des Aspidorhynchidae. **A**, cladogramme des relations phylogénétiques des genres d'Aspidorhynchidae ; **B**, cladogramme précédent avec la distribution géographique et l'âge minimal pour chaque genre.

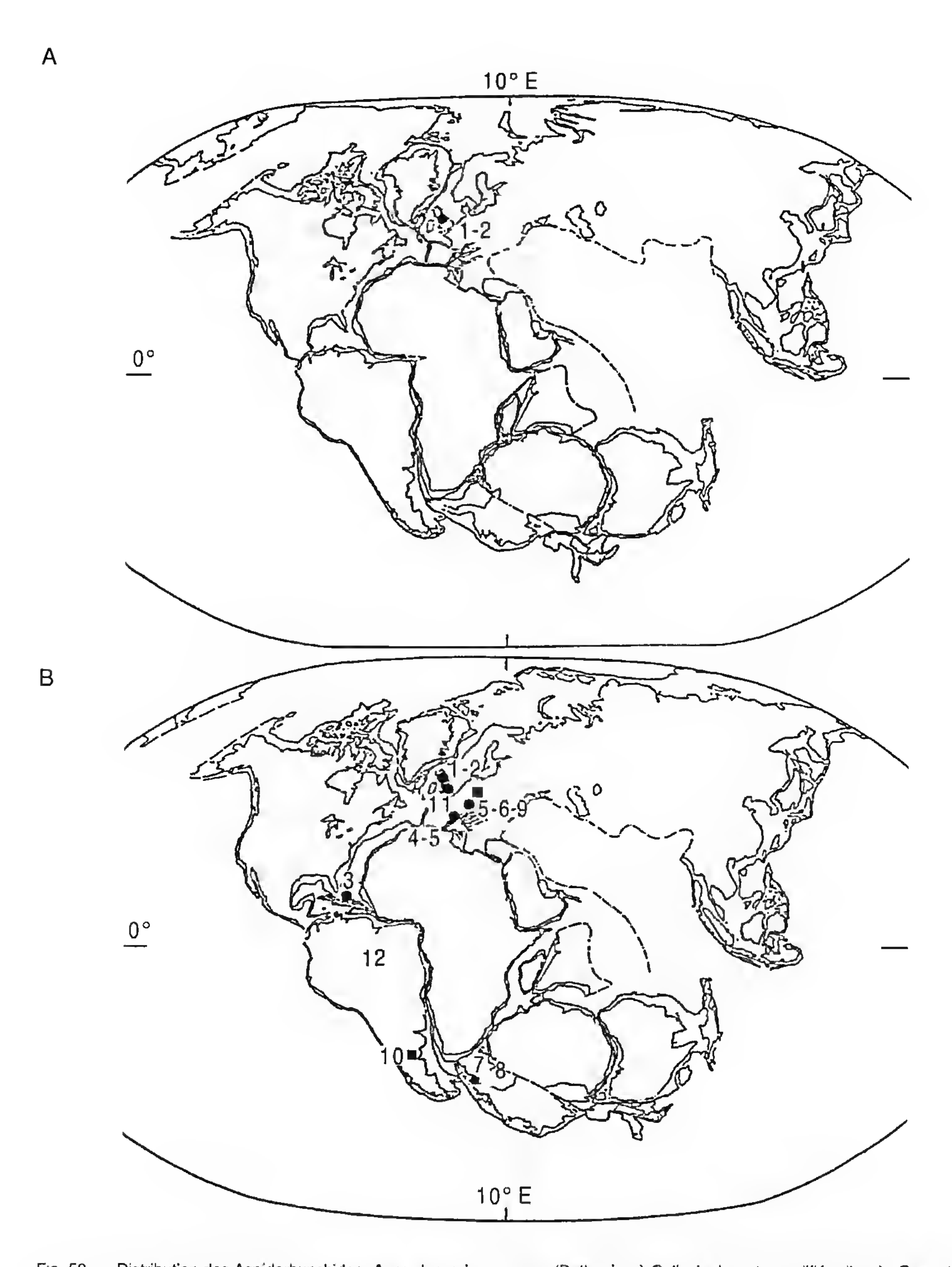


FIG. 59. — Distribution des Aspidorhynchidae. **A**, au Jurassique moyen (Bathonien à Callovien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Triassique/Jurassique) : **1**, *Aspidorhynchus crassus* ; **2**, *A. euodus*. **B**, au Jurassique supérieur et au Crétacé inférieur (Oxfordien au Barrémien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Oxfordien) : **1**, *Aspidorhynchus fisheri* ; **2**, *Belonostomus dorsetensis* ; **3**, *Aspidorhynchus* sp. ; **4**, *A. sphekodes* ; **5**, *A. acutirostris* ; **6**, *B. tenuirostris* ; **7**, *A. antarcticus* ; **8**, *Vinctifer* sp. ; **9**, *B. muensteri* ; **10**, ? *Belonostomus* sp. ; **11**, *B. hoolei* ; **12**, *Vinctifer* sp.

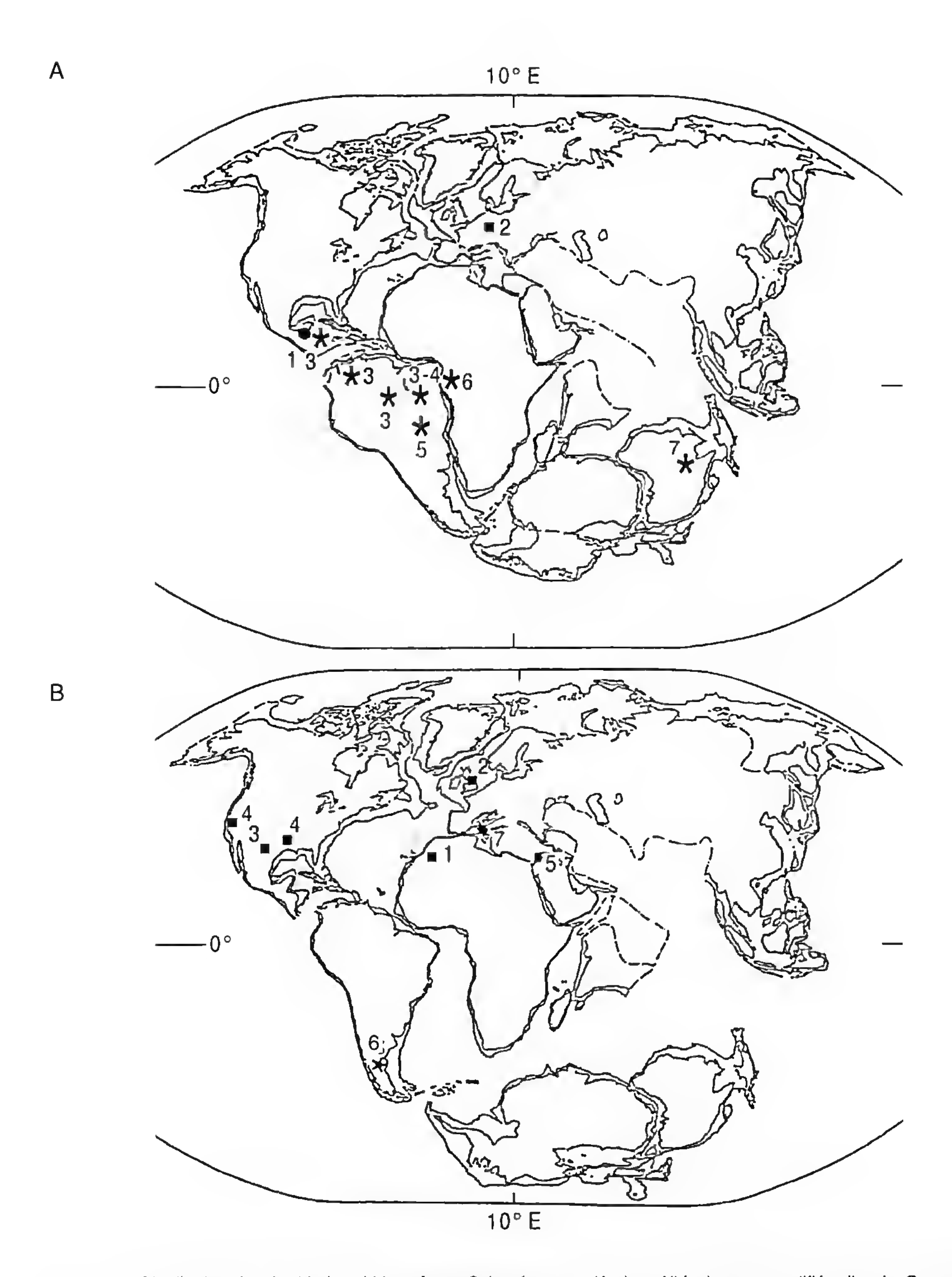


FIG. 60. — Distribution des Aspidorhynchidae. **A**, au Crétacé moyen (Aptien, Albien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Hauterivien) : **1**, *Belonostomus* sp. « 3 » ; **2**, *B. helgolandicus* ; **3**, *Vinctifer comptoni* ; **4**, *V. araripensis* ; **5**, *V. longirostris* ; **6**, *Vinctifer* sp. ; **7**, *V. sweeti*. **B**, au Crétacé supérieur (Cénomanien à Maastrichtien), carte modifiée d'après Owen (1983) (Turonien) : **1**, *Belonostomus crassirostris* ; **2**, *B. cinctus* ; **3**, *Belonostomus* sp. ; **4**, *Belonostomus longirostris* ; **5**, *Belonostomus* sp. « 1 » ; **6**, *Vinctifer* sp. ; **7**, *Belonostomus* sp. « 2 ».

cladogramme d'aires de répartition et de distribution spatio-temporelle. Ceci s'effectue en remplaçant les taxons terminaux par les aires de répartition de ces mêmes taxons (Fig. 58B). L'âge minimal pour chacun d'entre eux a été également précisé sur le cladogramme d'aires de répartition. Le remplacement des taxons terminaux par leurs aires de répartition conduit à une distribution de vicariance stricte (ex. *Vinctifer* pour les terrains d'origine gondwanienne, d'âge Jurassique supérieur minimum). Cette disposition suppose qu'il n'y a pas eu ou qu'il y a eu très peu de dispersion, ce qui est une situation de départ favorable pour la biogéographie historique analytique, qui n'envisage qu'un minimum de suppositions pour les données prises en compte.

En terme de présence ou absence de données, la biogéographie historique des Aspidorhynchidae peut être résumée comme suit : les restes d'Aspidorhynchidae sont connus sur presque tous les continents (Europe, Amérique du Nord, Amérique du Sud, Afrique, Antarctique et Australie). *Aspidorhynchus* est connu au Jurassique moyen/Jurassique supérieur d'Europe, de Cuba et de l'Antarctique. *Belonostomus* est connu du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur (Paléocène ?) d'Europe, du Moyen-Orient et d'Amérique du Nord. Des restes attribués au genre *Belonostomus* sont signalés en Amérique du Sud, en Afrique et en Australie (voir discussion suivante). Finalement, *Vinctifer* est connu sans doute à partir du Jurassique supérieur d'Antarctique et du Crétacé inférieur d'Amérique du Sud, d'Afrique et d'Australie. La famille indique donc une répartition de type Pangea, remontant au moins au Jurassique inférieur.

Des restes d'Aspidorhynchidae sont connus depuis le Jurassique moyen (Fig. 59A). Il s'agit d'*Aspidorhynchus crassus* Woodward (1890b), jusqu'à présent le plus ancien représentant de la famille (Bathonien d'Angleterre) et d' *A. euodus* Egerton (1845) du Callovien anglais.

Depuis le Jurassique supérieur (Fig. 59B), les Aspidorhynchidae sont abondamment distribués en Europe, à Cuba, en Amérique du Sud et en Antarctique. Dès cette époque, des *Aspidorhynchus* et des *Belonostomus* sont connus. Au Kimméridgien sont connus *A. fisheri* d'Angleterre, *A. spekodes* de France, *A. acutirostris* de Bavière. On connaît *Aspidorhynchus arawaki* de Cuba et *A. antarcticus*, au Portlandien d'Antarctique. Les plus anciens représentants du genre *Belonostomus* sont datés du Kimméridgien d'Angleterre (*B. dorsetensis*), de Bavière (*B. sphyraenoïdes*, *B. munsteri*, *B. kochi* et *B. tenuirostris*) et de France (*B. tenuirostris*). Un *Belonostomu* sp. est également signalé en Argentine (Leanza & Zeiss 1990) ; mais sa détermination est sujette à caution. *Belonostomus* est signalé au Crétacé inférieur (Fig. 60A) : à l'Aptien d'Allemagne (*B. helgolandicus*) et à l'Albien du Mexique (*Belonostomus* sp.).

En revanche, dans les terrains d'origine gondwanienne, ne sont trouvés que les représentants du genre *Vinctifer* : « *Aspidorhynchus* » sp. (= *Vinctifer* sp.) du Jurassique supérieur d'Antarctique ; *Vinctifer* sp. du (?) Barrémien du Brésil ; à l'Aptien le genre est connu du nord-est brésilien (*V. longirostris*) ; de l'Albien (*V. comptoni* au Brésil, au Venezuela et au Mexique ; *V. sweeti* en Australie et *Vinctifer* sp. en Guinée équatoriale).

À partir du Crétacé supérieur (Fig. 60B), la situation des Aspidorhynchidae se maintient, avec un nombre moindre d'espèces. *Belonostomus* est connu du Cénomanien d'Italie et du Maroc (*B. crassirostris*), du Turonien de Grande-Bretagne (*B. cinctus*), du Coniacien du Texas (*Belonostomus* sp.) et du Maastrichtien d'Alberta, du Wyoming et du Montana (*B. longirostris*). *Vinctifer* sp. n'est connu jusqu'à présent que du Campanien d'Argentine.

CONCLUSION

Cette étude des éléments anatomiques montre que le plan d'ossification est, dans son ensemble, le même chez les trois genres, *Aspidorhynchus*, *Belonostomus* et *Vinctifer*.

Les principaux résultats concernent :

1. Les prémaxillaires, qui sont formés de deux régions. L'une, superficielle, forme l'essentiel du rostre et l'autre, profonde, lisse et recouverte par les os dermiques forme le tube rostral qui

s'encastre vers l'arrière dans la masse ethmoïdienne.

2. Les différences de forme du maxillaire au sein de la famille. Chez *Aspidorhynchus* et chez *Belonostomus*, le maxillaire est allongé, gardant la même hauteur sur toute sa longueur, exception faite d'une expansion lamellaire arrondie émise par le bord dorsal de l'os. Il est surmonté à son angle postéro-supérieur par un supramaxillaire. Chez *Vinctifer*, le maxillaire est formé d'une partie antérieure, longue et effilée, et d'une grande plaque postérieure, sans supramaxillaire.

3. Le plan d'ossification des os du neurocrâne est le même. *Aspidorhynchus* se distingue par le faible degré d'ossification. Ce complexe osseux présente chez les Aspidorhynchidae une autapomorphie (la participation de l'intercalaire formant avec l'autoptérotique le processus occipital de l'endocrâne), ainsi que deux caractères mal interprétés jusqu'à présent : (1) le foramen de la carotide interne, situé au bord du parasphénoïde et non percé à travers ce dernier et (2) la présence d'un vomer impair.

4. L'articulation quadrato-mandibulaire (symplectique exclu de l'articulation) chez *Aspidorhynchus* et chez *Belonostomus* ; et double (carré et symplectique s'articulant avec la mandibule) chez *Vinctifer*.

5. L'endosquelette caudal (présence de trois paires d'uroneuraux). Ce caractère qui représente une apomorphie des Teleostei, coexiste avec la double articulation mandibulaire chez *Vinctifer*.

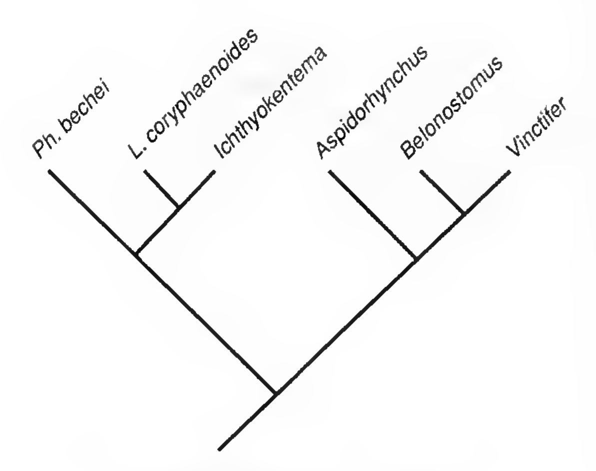


FIG. 61. — Affinités phylogénétiques des Teleostei.

Les résultats systématiques ont porté sur :
– la reconnaissance de *Belonostomus sweeti* comme espèce du genre *Vinctifer* ;
– la mise en synonymie de l'espèce *Vinctifer punctatus* avec *V. comptoni* ;
– la mise en synonymie de *Belonostomus sphyraenoides* et de *B. kochii* avec *B. münsteri*, et de *B. lesinaensis* avec *B. crassirostris* ;
– l'exclusion de « *Belonostomus* » *carinatus* de la famille des Aspidorhynchidae.

De l'analyse phylogénétique, retenons que :
Les Aspidorhynchidae forment un groupe monophylétique au sein des Teleostei [*Aspidorhynchus* (*Belonostomus* + *Vinctifer*)] (Fig. 61). Ce groupe est défini sur les synapomorphies suivantes : la présence d'un processus occipital du neurocrâne formé par l'intercalaire et l'autoptérotique ; la forme de tube rostral des prémaxillaires, fixes, s'insérant dans la région ethmoïdienne du neurocrâne ; la position postérieure du canal préoperculaire ; la présence d'un prédentaire denté ainsi que l'absence de l'interopercule.
Belonostomus et *Vinctifer* sont réunis en un groupe monophylétique, topologie qui dément la validité de la famille des Vinctiferidae.
Les Teleostei forment un clade bien différencié dont les Aspidorhynchidae constituent le groupe-frère du clade 8 (Fig. 61).
Les Pachycormidae sont exclus des Teleostei, faisant quand même partie des Neopterygii.
Les trois grands groupes de Neopterygii [c'est-à-dire les Halecomorphi, les Semionotiformes *sensu* Olsen & McCune (1991) et les Teleostei] forment, avec les Pachycormidae, un groupe monophylétique (les Neopterygii).
Les relations de parenté entre les lignées de Neopterygii ne sont pas résolues. Trois résultats s'opposent : le premier place les Teleostei comme le groupe-frère des Pachycormidae + les Semionotiformes, le second regroupe les Teleostei et les Semionotiformes dans un groupe monophylétique, groupe-frère des Pachycormidae et le troisième place les Pachycormidae comme le groupe-frère des Halecomorphi + les Semionotiformes (ces derniers formant les Holostéens).
La biogéographie historique des Aspidorhynchidae peut être résumée comme suit : les restes d'Aspidorhynchidae sont connus sur presque

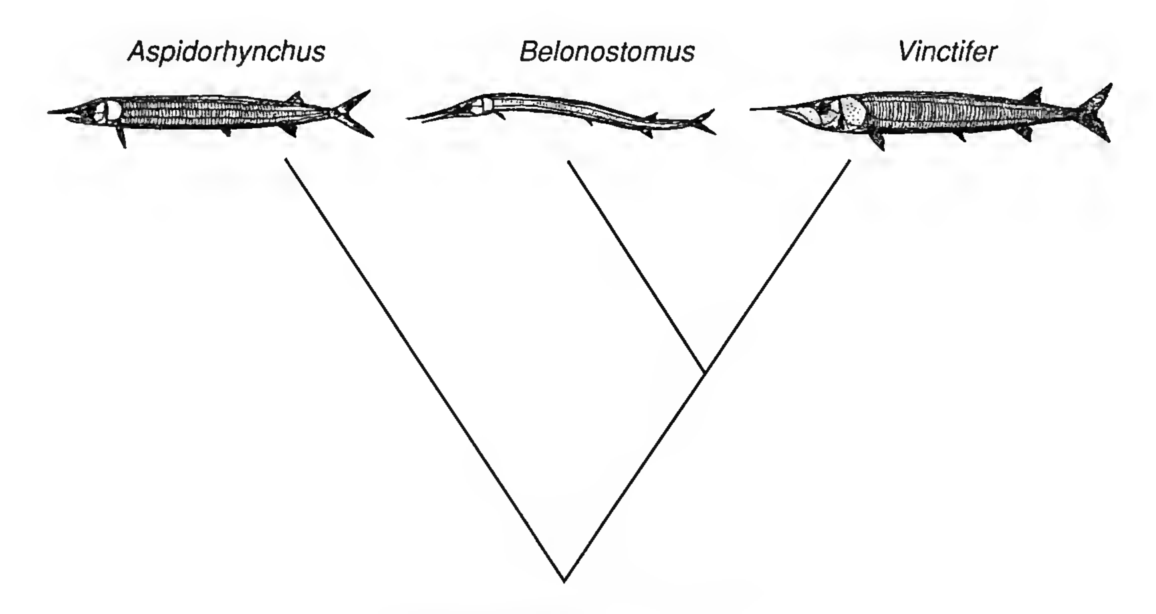


FIG. 62. — Affinités phylogénétiques des Aspidorhynchidae.

tous les continents (Europe, Amérique du Nord, Amérique du Sud, Afrique, Antarctique et Australie). *Aspidorhynchus* est connu du Jurassique moyen/Jurassique supérieur d'Europe, de Cuba et d'Antarctique ; *Belonostomus* du Jurassique supérieur au Crétacé supérieur (Paléocène ?) d'Europe et d'Amérique du Nord ; *Vinctifer* à partir du Jurassique supérieur d'Antarctique et du Crétacé inférieur d'Amérique du Sud, d'Afrique et d'Australie.

La famille indique donc une relation de parenté de type Pangea, remontant au moins au Jurassique inférieur.

Remerciements

À Sylvie Wenz, qui a accepté de diriger mon travail de doctorat et m'a consacré beaucoup de son temps, j'exprime toute ma reconnaissance.

Je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à Gloria Arratia, Cécile Poplin et Hervé Lelièvre qui, pour leurs conseils et leurs critiques constructives, m'ont permis d'améliorer ce travail.

Cette recherche a bénéficié du support financier du CNPq (Conselho Nacional de desenvolvimento científico e tecnológico do Brasil) qui, en m'attribuant la bourse n° 201495-90.2, m'a donné l'opportunité de faire mon doctorat en France, au laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle-URA 12 du CNRS, et de celui du laboratoire d'Ichthyologie générale et appliquée du Muséum national d'Histoire naturelle qui m'a offert deux financements successifs (poste temporaire de professeur associé en janvier-février 1996 et 1997).

J'associe dans une même reconnaissance tous ceux qui ont aidé à la réalisation scientifique ou matérielle de ce travail : Wilson Araújo, Reinaldo Bertini, Roland Billard, Ignacio Brito, Diógenes Campos, Pascal Deynat, Didier Dutheil, Peter Forey, Daniel Goujet, Lance Grande, Anwar « Dodo » Janoo, Philippe Janvier, Hervé Lelièvre, John Maisey, Michel Martin, François Meunier, Colin Patterson, Mário Pinna, Leandro Salles, Hans-Peter Schultze, Bernard Seret, Philippe Taquer, Louis Taverne, James Tyler, Günter Viöhl et Peter Wellnhofer.

Je tiens également à remercier Denis Serrette et Lionel Merlette (MNHN), Francisco Figueiredo (UERJ), C. Tarka (AMNH), the Natural History Museum, the British Antarctic Survey, et le Bayerische Staatssammlung für Palaeontologie und historische Geologie pour les photographies, ainsi qu'Elizabeth Liebman, Françoise Pilard pour les dessins, Christiane Weber pour les photographies MEB et Elyane Molin pour son assistance pratique.

RÉFÉRENCES

Agassiz L. 1833-1844. — *Recherches sur les Poissons fossiles*. Neuchatel. 5 vols, 1420 p., avec supplément.

— 1841. — On the fossil fishes found by Mr. Gardner in the Province of Ceará, in the North of Brazil. *Edinburgh New Philosophical Journal* 30: 82-84.

— 1844. — Sur quelques poissons fossiles du Brésil. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 18 : 1007-1015.

Applegate S. 1996. — An Overview of the Cretaceous fishes of the Quarries near Tepexi de Rodriguez, Puebla, México: 529-538, *in* Arratia G. & Viol G. (eds), *Mesozoic fishes - Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. F. Pfeil, Munich.

Arambourg C. 1954. — *Les Poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc)*. Notes et Mémoires n° 118, Editions du Service Géologique du Maroc, 185 p.

Arambourg C. & Bertin L. 1958. — Super-Ordre des Holostéens et des Halecostomi (Holostei et Halecostomi) : 2173-2203, *in* Grassé P. P., *Traité de Zoologie*, T. XIII, fasc. 3. Masson & Cie, Paris.

Arratia G. 1991. — The caudal skeleton of Jurassic teleosts; a phylogenetic analysis: 249-340, *in* Chang M. M., Liu Y. M. & Zhang G. R. (eds), *Early vertebrates and related problems in evolutionary biology*. Science Press, Beijing.

Arratia G. & Lambers L. 1996. — The caudal skeleton of pachicormiforms: parallel evolution?: 191-218, *in* Arratia G. & Viol G. (eds), *Mesozoic fishes - Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. F. Pfeil, Munich.

Arratia G. & Schultze H.-P. 1991. — Palatoquadrate and its Ossifications: Development and Homology within Osteichthyans. *Journal of Morphology*, Philadelphia 208: 1-81.

Assmann P. 1906. — Über *Aspidorhynchus*. *Archiv für Biontologie*, Berlin: 49-79.

Baier J. J. 1757. — « Monumenta rerum petrificatarum ». *Oryctographiae noviae*, Nuremburg, 20 p.

Bardack D. 1968. — *Belonostomus* sp., the first holostean from the Austin Chalk (Cretaceous) of Texas. *Journal of Paleontology*, Lawrence 42: 1307-1309.

Bassani F. 1879. — Vorläufige Mittheilungen über die Fisch fauna der Insel Lesina. *Verhandlungen der Kaisedich-Königlichen Geologischen. Reichsaristalt*, Wien 8: 161-168.

— 1882. — Descrizione dei pesci fossili di Lesena accompagnata da appunti su alcune altre ittiofaune cretacee (Pietraroia, Voirons, Comen, Grodischtz, Crespano, Tolfa, Hakel, Sahel-Alma e Vestfalia). *Denkschriften Akademie der Wissenschaften in Wien* 45: 195-288, 16 pls.

Berg L. S. 1940. — Classification of fishes, both recent and fossils. *Trudy zoologichestogo Instituta Leningrad* 5: 87-517.

Berthou P. Y. 1990. — Le Bassin d'Araripe et les petits Bassins intracontinentaux voisins (N-E du Brésil) : formation et évolution dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique Équatorial. Comparaison avec les Bassins ouest-africains situés dans le même contexte, *in I Simpósio sobre a bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste, Depart. Nacional de Produção Mineral*, Crato: 337-349.

Beurlen K. & Mabesoone J. M. 1969. — Bacias Cretaceas Intracontinentais do nordeste do Brasil. *Notas Geomorfológicas*, Campinas 9: 1-34.

Blainville H. D. 1818. — Poissons fossiles. *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, Nouvelle édition*. volume 27.

Brito I. M. 1984. — The Upper Lower Cretaceous in Brazil, its division and boundaries. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 56 (3): 287-293.

Brito P. M. — 1988. — La structure du suspensorium de *Vinctifer*, Poisson Actinoptérygien Mésozoïque ; remarques sur les implications phylogénétiques. *Geobios*, Lyon 21 (6) : 819-823.

— 1992. — L'endocrâne et le moulage endocrânien de *Vinctifer comptoni* (Actinopterygii-Aspidorhynchiformes) du Crétacé inférieur du Brésil. *Annales de Paléontologie* (Vert.-Invert.), Paris 78 (3) : 129-157.

— 1995a. — Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie et relations phylogénétiques. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 188 p.

— 1995b. — Revision of the family Aspidorhynchidae (Actinopterygii, Teleostei) and its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (suppl. to No. 3): 20.

Brito P. M., Bertini R. J., Martill D. M. & Salles L. O. 1994. — Vertebrate fauna from the Missão Velha formation (Lower Cretaceous, N.E. Brazil), *in 3° Simpósio sobre as Bacias Cretácicas Brasileiras, UNESP*, Rio Claro: 139, 140.

Brough J. 1939. — The Triassic fishes of Bosano, Lombardy. *British Museum (Natural History)*, Londres, IX + 117 p.

Brown B. 1907. — The Hell Creek beds of the Upper Cretaceous of Montana. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York 23: 823-845.

Bryant L. J. 1987. — *Belonostomus* (Teleostei : Aspidorhynchidae) from the Late Paleocene of North Dakota. *Paleobios*, Berkeley 43: 1-3.

— 1989. — Non-dinosaurian Lower vertebrates across the Cretaceous-Tertiary boundary in northeastern Montana. *University of California Publications* (Geological Sciences), Berkeley 134: 1-107.

Carvalho M. S. S. 1982. — O Gênero *Mawsonia* na ictiofaunula do Cretáceo do Estado da Bahia. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 54 (3): 519-539.

Cockerell T. D. A. 1908. — The Fishes of the Rocky

Mountain region. *University of Colorado Studies*, Denver 5: 159-178.
— 1919. — Some American Cretaceous fish scales. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, Washington 120: 165-188.
Costa O. G. 1853. — Paleontologia del Regno di Napoli. *Atti della Accademia Pontaniana*, volume I. Napoli.
— 1856. — Paleontologia del Regno di Napoli. *Atti della Accademia Pontaniana*, volume. II. Napoli.
Dechaseaux C. 1937. — Le genre *Amia*, son histoire paléontologique. *Annales de Paléontologie*, Paris, T. XXVI : 1-16.
D'Erasmo G. D. 1911. — Risultati ottenuti dallo studio di alcuni Actinopterigi del calcare cretacico di Pietraroja in provincia di Benevento. *Atti della Societa Italiana par il progresso della Scienze*, Naples, 6 p.
— 1915. — La fauna e l'éta dei Calcari a ittioliti di Petraroia. *Paleontographica Italica*, Pise 20-21: 1-111.
— 1938. — Ittioliti Cretacei del Brasile. *Atti della Accademia delle Scienze di Napoli* (*fis. mat.*), Naples, Serie 3, 1 (3): 1-44.
Dixon F. 1850. — *The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Membres of Sussex*. Londres, xxi + 442 p.
Dumontet J.-C. & Wenz S. 1979. — Présence du genre *Belonostomus* (Actinoptérygien, Aspidorhynchidae) dans le Kimméridgien du Havre. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, Le Havre 66 : 93-96.
Eastman C. R. 1912. — Jurassic saurian remains ingested with fish. *Annals of the Carnegie Museum*, Pittsburgh 8: 182-187.
— 1914. — Catalogue of the Fossil Fishes in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum*, Pittsburgh 4 (7): 389-423.
Egerton P. G. 1845. — *On some new species of fossil fishes, from the Oxford Clay at Christian Malford*: 229-232.
— 1854. — On some new genera and species of fossil fishes. *Annals and Magazine of Natural History*, Londres (2) XIII: 433-436.
Estes R. 1964. — Fossil vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, Eastern Wyoming. *University of California Publications in Geological Sciences*, Berkeley 49: 1-180.
Etheridge R. 1872. — Description of Paleozoic and Mesozoic fossils of Queensland. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 28: 317.
Etheridge R. & Woodward A. S. 1892. — On the occurrence of the genus *Belonostomus* in the Rolling Downs Formation (Cretaceous) of central Queensland. *Transactions of the Royal Society of Victoria*, Melbourne 2: 1-7.
Felix J. 1891. — Versteinerugen aus der Mexicanischen Jura- und Kreide-Formation. *Paleontographica*, Stuttgart 37: 140-194.
Firestone H. L. & Applegate S. P. 1968. — Billfish remains from southern California with remarks on the importance of the predentary bone. *Bulletin of the California Academy of Sciences*, Berkeley 67 (1): 29-39.
Gardiner B. G. 1960. — A revision of certain Actinopterygian and Coelacanth fishes, chiefly from the Lower Lias. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, Londres 4 (7): 239-384.
Gardiner B. G. & Schaeffer B. 1989. — Interrelationships of lower actinopterygian fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 97: 135-187.
Gardiner B. G., Maisey J. G. & Littlewood D. T. 1996. — Interrelationships of basal neopterygians: 117-146, *in* Stiassny M. L. J., Parenti L. R. & Johnson G. D. (eds), *Interrelationships of Fishes*. San Diego.
Gayet M. & Meunier F. 1986. — Apport de l'étude de l'ornementation microscopique de la ganoïne dans la détermination de l'apparence générique et/ou spécifique des écailles isolées. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 2, 303 (13) : 1259-1261.
Gayet M., Meunier F. & Calviac V. L. 1988. — Mise en évidence des plus anciens Polypteridae dans le gisement sénonien d'In Becetem (Niger). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 2, 307 (2) : 205-210s.
Giebel C. G. 1848. — *Fauna der Volwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere*. Bd. 1, Abth. 3. Brockhaus, Leipzig, XII + 461 p.
Griffith J. & Patterson C. 1963. — The structure and relationships of the Jurassic fish *Ichthyokentema purbeckensis*. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology*, Londres 8: 1-43.
Hatches J. B. 1905. — Vertebrate fauna of the Judith River beds *U. S. Geological Survey Bulletin*, Washington 257: 67-103.
Heineke E. 1906. — Die Ganoiden und Teleostier des lithographischen schiefers von Nusplingen. *Geologischen Palaöntologische Abhandlungen*. Jena, N. F., 8: 159-214.
Hennig W. 1966. — *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.
Heyler D. 1968. — Vertébrés de l'Autunien de France. *Cahiers de Paléontologie*, éditions du CNRS, Paris ; 255 p.
Jain S. L. 1985. — Variability of dermal bones and other parameters in the skull of *Amia calva*. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 84 (4): 385-395.
Jessen H. 1972. — Schultergürtel und Pectrolflosse bei Actinopterygiern. *Fossils and Strata*, Oslo 1: 1-101.
Jordan D. S. 1919. — New genera of fossil fishes from Brazil. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia 71: 208-210.

— 1921. — Peixes cretaceos do Ceará e Piauhy. *Monografia do Serviço geologico e mineralógico do Brasil*, 3. Rio de Janeiro, 101 p.

Kner 1867. — Neur Beitrag zur Kenntniss der fossilen Fische von Comen bei Görz. *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien* (math- naturw.). Bd. LVI, Pr. I: 171-200.

Knorr G. W. 1775. — *Sammlung von Merckwürdigseiten der Natur und Atterthümern des Erdbudens welche petrificirte Lörper*, Pt. I. Nuremberg, 156 p.

Koutsoukos E. A. M. 1992. — Late Aptian to Maastrichtian foraminiferal biogeography and palaeooceanography of the Sergipe Basin, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Amsterdam 92: 295-324.

Kramberger-Gorjanovic D. 1895. — De piscibus fossilibus comeni, Urzeci. Lesinae et M. Libanonis. *Djela Jugoslavenska Akademija*, Zagreb XVI: 1-67.

Kruger J. F. 1823. — *Geschichte der Ürwelt im Umrissen*. Quedlinburg und Leipzig, volume 2. 966 p.

Lambe L. M. 1902. — New genera and species from the Belly River series (Mid-Cretaceous), *in* Osborn H. F. & Lambe L. M., Contributions to canadian paleontology, Volume III, part II. *Geological Survey of Canada, Separate Report*, Ottawa 774: 25-81.

Lambers P. 1991. — *On the Ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestones (Upper Jurassic, Germany)*. Thèse de Doctorat, Rijkuniversitär Groningen, 336 p.

Lauder G. V. & Liem K. F. 1983. — The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Cambridge, 150 (3): 95-197.

Leanza H. & Zeiss A. 1990. — Upper Jurassic lithographic limestones from Argentina (Neuquén Basin): stratigraphy and fossils. *Facies*, Erlangen 22: 169-186.

Lehman J. P. 1952. — Étude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Stockholm, série 4, volume 2 (6): 1-201, pls 1-48.

Lima M. R. 1979. — Paleontologia da formação Santana do Nordeste do Brasil: Estágio atual de conhecimento. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 51 (3): 545-556.

Maddison W. P., Donoghue M. J. & Maddison D. R. 1984. — Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology*, Washington 33 (1): 83-103.

Mainwaring A. J. 1978. — *Anatomical and systematic review of the Pachycormidae. A familly of Mesozoic fossil fishes*. Thèse de Doctorat, Westfield College, Londres, 127 p.

Maisey J. G. 1991. — *Vinctifer*: 170-189, *in* Maisey J. G. (ed.), *Santana Fossils*. TFP, New York.

— 1992. — *Vinctifer* (Teleostei: Aspidorhynchidae) from Venezuela: biostratigraphic and biogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 12 (suppl. to No. 3): 41A.

— 1993. — Tectonics, the Santana Lagerstätten, and the implications for Late Gondwanan biogeography: 435-454, *in* Goldblatt P. (ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*, chapiter 14. Yale University Press.

— 1994. — Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. *Environmental Biology of Fishes*, Hague 40: 1-22.

Maldonado-Koerdell M. 1949. — Peces fósiles de Mexico - II. Dipnoos, Gaoides y Teleósteos. *Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Mexico 10: 241-246.

Malrajt H., Bordier P., Martin J. & Hioco D. 1967. — Technique pour l'inclusion de biopsies osseuses non décalcifiées. *Journal de Microscopie*, Paris 6 : 499-504.

Martill D. M. 1988. — Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology*, Londres 31: 1-18.

Mawson J. & Woodward A. S. 1907. — On the Cretaceous Formation of Bahia (Brazil) and on vertebrate fossils collected therein. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 63: 128-139.

Meunier F. & Castanet J. 1978. — Étude histologique et microradiographique des écailles de quelques Actinopterygii primitifs actuels. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, Paris 103 : 309-318.

Meunier F. & Gayet M. 1992. — Remaniement de la ganoïne chez un Semionotidae nouveau du Crétacé supérieur de Bolivie : intérêt paléobiologique. *Geobios*, Lyon 25 : 767-774.

Moody M. J. & Maisey J. G. 1994. — New Cretaceous marine vertebrates assemblages from north-western Venezuela and their significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence 14 (4): 1-8.

Moy-Thomas J. A. 1938. — The problem of evolution of the dermal bones in fishes: 304-319, *in Essays on evolution*. Claredon Press, Oxford.

Münster G. von 1842. — Beiträge zur Kenntnis einiger neuen seltenen Versteinerungen aus den lithographischen Schiefern in Baiern. *N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petref.*, Stuttgart 1842: 35-64.

Nicholson H. A. & Lydekker R. 1889. — *A manual of palaeontology*, second edition; Edinburgh and Londres, 1624 p.

Nielsen E. 1942. — Studies on Triassic fishes from East Greenland. 1 - *Glaucolepis* and *Boreosomus*. *Meddelelser om Grönland*, Kobenhaum 138: 1-403.

Olsen P. E. 1984. — The skull and pectoral girdle of the parasemionotid fish *Watsonulus eugnathoides* from the Early Triassic Sakamena Group of Madagascar, with comments on the relationships of the holostean fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence 4: 481-499.

Olsen P. E. & McCune A. R. 1991. — Morphology

of the *Semionotus elegans* species group from the Early Jurassic part of the Newark supergroup of Eastern North America with comments on the family Semionotidae (Neopterygii). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence 11: 269-292.

Owen H. G. 1983. — *Atlas of continental displacement. 200 Million years to the present.* Cambridge University Press, 159 p.

Patterson C. 1968. — The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology.* Londres 16: 201-239s.

— 1973. — Interrelationships of holosteans: 233-305, *in* Greenwood P. M., Wiles R. S. & Patterson C. (eds), *Interrelationships of fishes.* Academic Press, Londres.

— 1975. — The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the Actinopterygian braincase. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 269 (899): 275-579.

— 1977. — The contribution of paleonrology to Teleostean phylogeny: 579-643, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. M. (eds), *Major patterns in Vertebrate evolution.* New York.

— 1982. — Morphological characters and homology: 21-74, *in* Joysen K. A. & Friday A. E. (eds), *Problems of phylogenetic reconstruction.* Academic Press, London and New York.

Patterson C. & Rosen D. 1977. — Review of Ichthyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York 158 (2): 81-172.

Phillips J. 1871. — *Geology of Oxford and the Valley of the Thames.* Oxford, 523 p.

Pictet F. J. 1850. — Description de quelques poissons fossiles du Mont-Liban. *Jules Guillaume Fick.* Genève, 59 p.

Pinna M. C. C. 1991. — Concepts and tests of homology in the cladistic paradigms. *Cladistics*, Westport 7 (4): 367-395.

— 1996. — Teleostean Monophyly: 147-162, *in* Stiassny M. L. J., Parenti L. R. & Johnson G. D. (eds), *Interrelationships of Fishes.* San Diego.

Pons D., Berthou P. Y. & Campos D. A. 1990. — Quelques observations sur la palynologie de l'Aptien supérieur et de l'Albien du Bassin d'Araripe (N.E. du Brésil), *in I Simpósio sobre a bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste: Depart. Nacional de Produção Mineral*, Crato: 241-252.

Rayner D. H. 1948. — The structure of certain Jurassic holostean fishes, with special references to their neurocrania. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B 233 (601): 287-345.

Regan C. T. 1923. — The skeleton of *Lepisosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian fishes. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1923: 445-461.

Reis M. 1887. — Über *Belonostomus*, *Aspidorhynchus* und ihre Beziehungen zun lebenden *Lepisosteus*. *Sitzungsbericht der bayerischen Akademie der Wissenschaften*, mathematisch-physikalischen Classes, Munich 17: 151-177.

Richter M. & Thomson M. R. A. 1989. — First Aspidorhynchidae (Pisces: Teleostei) from Antarctica. *Antarctic Science*, Cambridge 1 (1): 57-64.

Rieppel O. 1988. — *Fundamentals of comparative biology.* Birkhauser Verlag, Basel, 202 p.

Rixon A. E. 1976. — *Fossil animal remains: their preparation and conservation.* Athlone press, University of London, 304 p.

Saint-Seine P. 1949. — Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). *Nouvelles Archives*, Muséum d'Histoire naturelle de Lyon 2 : 1-357.

Santos R. da S. 1945. — Revalidação de *Aspidorhynchus comptoni* Agassiz, do Cretáceo do Ceará, Brasil. *Notas preliminares e Estudos Divisão de Geologia Mineral*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro 29: 1-12.

— 1972. — Peixes da Formação Marizal, Estado da Bahia. Thèse de Doctorat (inédite), Université de São Paulo, 76 p.

— 1976. — Paleoicriofáunula da Formação Muribeca. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 48 (4) (résumé): 788.

— 1985a. — A ictiofáunula da Formação Riachuelo, Estado de Sergipe, *in Coletânia de trabalhos paleontológicos*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Brasilia: 141-145.

— 1985b. — Sobre a presença de *Vinctifer* Jordan (Pisces, Aspidorhynchiformes) na Formação Muribeca, Estado de Alagoas, *in Coletânia de trabalhos paleontológicos*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Brasilia, 147-150.

— 1985c. — Nova caracterização do gênero *Vinctifer*, Jordan 1919, *in Coletânia de trabalhos paleontológicos*, Depart. Nacional de Produção Mineral, Brasilia: 151-154.

— 1990. — *Vinctifer longirostris*, do Cretáceo inferior da formação Marizal, Estado da Bahia, Brasil. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 62 (3): 251-260.

— 1991a. — Paleogeography of the Araripe Basin: 40-41, *in* Maisey J. G. (ed.), *Santana Fossils.* TFP, New York.

— 1991b. — *Fosseis do Nordeste do Brasil.* Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 62 p.

— 1994. — *Vinctifer araripensis* sp. n. da Formação Santana. Bacia do Araripe, NE do Brasil. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 66 (1): 85-94.

Santos R. da S. & Valença J. G. 1968. — A formação Santana e sua paleoictiofauna. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro 40 (3): 339-360.

Sauvage M. H.-E. 1893. — Note sur quelques poissons du calcaire bitumineaux d'Orbagnoux (Ain).

Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Autun 6 : 1-17, pls VIII-IX.

Schmidt J. 1914. — On the classification of the freshwater eels. *Meddelelser fra Kommissionen for HaumdersØgelsen* IV (7): 19 p.

Schultze H.-P. 1966. — Morphologische und histologische untersuchungen an Schuppen Mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid-zu und-schuppen). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart 126: 232-314.

Schultze H.-P. & Arratia G. 1988. — Reevaluation of the Caudal Skeleton of Actinopterygian Fishes: II. Hiodon, Elops and Albula. *Journal of Morphology*, Philadelphia 195: 257-303.

— 1989. — The composition of the caudal skeleton in Teleosts (Actinopterygii, Osteichthyes). *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 97: 189-231.

Schultze H.-P. & Stöhr D. 1996. — *Vinctifer* (Pisces, Aspidorhynchidae) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart 199 (3): 395-415.

Schultze H.-P. & Wiley E. O. 1984. — The neopterygian *Amia* as a living fossil: 153-159, *in* Eldredge N. & Stanley S. M. (eds), *Living fossils*. Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo.

Selezneva A. A. 1985. — Intensification on respiration as a basis for evolutionary development of Actinopterygii. *Journal of Ichthyology*, Silver Spring 25 (1): 100-109.

Shufeldt R. W. 1883. — The osteology of *Amia calva* including certain references to the skeleton of teleostean. *United States Comm. fishes and fisheries*, Washington, Pt. XI: 4-747.

Spix J. B. & Martius C. F. P. 1823. — *Reise in Brasilien in 1817 bis 1820 gemacht und beschrieben*. Gedruckt bei M. Lindauer, Munchen, 1823-1831, 3 vols, 1 atlas.

Swofford D. L. 1993. — *PAUP version 3.1*. User's manual. Illinois Natural History Survey.

Swofford D. L. & Maddison W. P. 1987. — Reconstructing ancestral character states under Wagner parcimony. *Mathematical Biosciences* 87: 199-299.

Taverne L. 1969. — Sur la présence d'un Aspidorhynchidae (Pisces Holostéen, Ordre Aspidorhynchiformes) dans les terrains éocrétaciques de la Guinée Équatoriale. *Revue Zoologique et Botanique Africaine*, Tervuren, LXXIX (3/4) : 261-264.

— 1981. — Les Actinopterygii de l'Aptien inférieur (Tock.) d'Helgoland. *Mitteinlungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 51: 43-82.

Taverne L. & Ross P. M. 1973. — Friechreste aus dem Tock (Unter-Aptian) von Helgoland. *Meyniana*, Kiel 23: 99-111.

Thies D. 1988. — *Dapedium pholidotum* (Agassiz, 1832) ? (Pisces, Actinopterygii) aus dem Unter-Toarcium NW-Deutschland. *Geologica & Palaeontologica*, Marburg 22: 89-121.

Thiollière V. 1849. — Un nouveau gisement de poissons fossiles dans le Jura du département de l'Ain. *Annales de la Société d'Agriculture, Histoire naturelle et Arts Utiles*, Lyon, deuxième série, 1 : 4-66.

— 1850. — Seconde notice sur le gisement et sur les corps organisés fossiles des calcaires lithographiques dans le Jura du département de l'Ain, comprenant la description de deux reptiles inédits provenant de ces couches par H. de Meyer. *Annales de la Société Physiques et Naturelles, d'Agriculture et d'Industrie*, Lyon, deuxième série, 3 : 111-164, pls III, IV.

— 1854. — Description des poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Première livraison. *H. Geog. édit.*, Lyon : 1-27.

— 1858. — Note sur les poissons fossiles du Bugey et sur l'application de la méthode Cuvier à leur classement. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, deuxième série, 15 : 782-793

— 1873. — Description des poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Deuxième livraison, revue et annotée par M. Paul Gervais. *H. Geog. édit.*, Lyon : 7-26, pls 1-13.

Thurmond J. T. 1974. — Lower vertebrate faunas of the Trinity Division in north-central Texas. *Geociences and man* 8: 103-129.

Toombs H. A. & Rixon A. E. 1959. — The use of acids in the preparation of vertebrate fossils. *Curator* 2, New York: 304-312.

Turner S. 1993. — Mesozoic fish in Queensland, especially *Saurichthys*. *Mesozoic Fish systematics and paleoecology* (abstracts). Jura Museum, Eichtätt.

Véran M. 1988. — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichtyens) fossiles et actuels. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 54, 113 p.

Vetter B. 1881. — Die Fische aus dem lithographischen schrefer im Dresdener Museum. *Mitteilungen koeniglichen Mineralogisch-Geologischen und Praehistorischen Museum*, Dresden 4: 118 p.

Viana M. S., Brito P. M. & Silva-Telles A. C. 1989. — Paleontologia de uma camada de folhelhos pirobetuminosos do Membro Romualdo, Formação Santana na Mina Pedra Branca, Ceará, *in Anaîs do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Blumenal: 207-217.

Viohl G. 1987. — Raubfische der Solnhofer Plattenkalke mit erthaltenen Beurefischen. *Archaeopteryx*, Eichstätt 5: 33-64.

— 1994. — Fish taphonomy of the Solnhofen plattenkalk - an approach to the reconstruction of the palaeoenvironment. *Geobios*, Lyon, M.S. 16 : 81-90.

Wagner A. 1863. — Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefern Bayern's. 2. *Abhandlugen der Königlich der bayerischen Akademie der Wissenschaften*, Munich, 9 (3): 611-748.

Walther J. 1904. — Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke bionomisch betrachtet. *Jenaische Denkschr. med. naturw. Gesel.* 11: 135-214.

Watrous L. E. & Wheeler Q. D. 1981. — The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, Washington 30: 1-11.

Wenz S. 1968. — Complément à l'étude des Poissons Actinopterygii du Jurassique français. *Cahiers de Paléontologie*, éditions du CNRS, Paris, 276 p.

Wenz S., Bernier P., Bourseau J.-P., Buffetaut E., Gaillard C & Gall J.-C. 1994. — L'ichthyofaune des calcaires lithographiques du Kimméridgien supérieur de Cerin (Ain France). *Geobios*, Lyon, Mémoire Spécial 16 : 61-70.

Wenz S. & Brito P. M. 1990. — L'Ichthyofaune des nodules fossilifères de la Chapada do Araripe, *in I Simpósio sobre a bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste*. Depart. Nacional de Produção Mineral, Crato: 337-349.

— 1996. — New data about lepisosteids and semionotids from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (NE Brazil): phylogenetic implications: 153-166, *in* Arratia G. & Viol G. (eds), *Mesozoic fishes - Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. F. Pfeil, Munich.

Westoll T. S. 1944. — The Haplolepidae, a new family of late carboniferous bony fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York 83: 1-34.

Whetstone K. N. 1978. — *Belonostomus* sp. (Teleostei, Aspidorhynchidae) from the Upper Cretaceous Tombigbet sand of Alabama. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, Lawrence, paper 89: 17-19.

White T. E. 1942. — A new leptolepid fish from the Jurassic of Cuba. *Proceedings of the New England Zoological Club*, Cambridge 21: 97-100.

Wilby P. & Martill D. M. 1992. — Fossil fish stomachs: a microenvironment for exceptional preservation. *Historical Biology*, Londres 6: 25-36.

Wiley E. O. 1976. — The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous publication*, Lawrence 64: 1-111.

Wilson M. V. H. & Chalifa Y. 1989. — Fossil marine actinopterygian fishes from the Kaskapau Formation (Upper Cretaceous: Turonian) near Watino, Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, Ottawa 26 (12): 2604-2620a.

Winkler T. C. 1861. — Description de quelques nouvelles espèces de poissons fossiles du calcaire lithographique de Solenhofen, *in Naturkundige Verhandeling van de Holland Maatschap der Wetensch*, volume XVI (2). Haarlem, 86 p.

— 1871. — Mémoire sur le *Belonostomus pygmaeus* et deux espèces de *Caturus*. *Archives du Musée Teyler*, Haarlem 3 (2) : 173-186.

Woodward A. S. 1888. — On *Squatina cranei* and *Belonostomus cinctus*, from the Chalk of Sussex. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* XLIV: 146-149.

— 1890a. — On some Upper Cretaceous fishes of the family Aspidorhynchidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 629-637.

— 1890b. — A synopsis of the fossil fishes of the English Lower Oolites. *Proceedings of the Zoological Society of London* 11 (6): 285-306.

— 1895. — *Catalogue of fossil fishes in the British Museum*, Pt. 3. Londres, xliii + 544 p.

— 1908. — *The fossil fishes of the English Chalk*, Pt. IV: 129-152. Paleontographical Society, Londres.

— 1916. — *The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations*, Pt. II: 49-104. Paleontographical Society, Monographs, Londres.

Zittel K. A. 1887. — *Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie. III Band*. R. Oldenbourg, München und Leipzig, 900 p.

Soumis pour publication le 28 avril 1996 ;
accepté le 7 avril 1997.

APPENDICE 1

Taxons	Caractères																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Pteronisculus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Watsonulus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
Amia	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1
Caturus	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	1	1	1
Lepisosteus	1	1	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0
Macrosemiidae	1	?	?	0	?	?	1	?	1	0	1	0	1	2	?	?	0	1	0	0
Semionotus	1	1	1	0	?	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1
Ichthyokentema	1	?	2	0	1	1	0	2	0	?	0	0	2	2	0	1	2	1	1	1
P. bechei	0	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	2	1	2	1
Pachycormidae	1	0	0	0	1	1	0	0	?	?	0	0	1	2	1	0	3	1	1	1
L. coryphaenoides	0	0	2	1	1	1	1	2	1	0	1	0	2	2	1	1	2	1	2	1
Aspidorhynchus	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	2	1	0	1	1	1	1
Belonostomus	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	2	1	0	1	1	1	1
Vinctifer	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	2	2	0	1	1	0	1

Taxons	Caractères																	
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Pteronisculus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Watsonulus	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0
Amia	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0
Caturus	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0
Lepisosteus	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Macrosemiidae	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Semionotus	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Ichthyokentema	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	2	?
P. bechei	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	?	0	0	0	0
Pachycormidae	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	?	0	0	0	0
L. coryphaenoides	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Aspidorhynchus	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
Belonostomus	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	0	0	1
Vinctifer	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1

APPENDICE 2 : matériel étudié

ASPIDORHYNCHIDAE

***Aspidorhynchus* sp.**
Oxford clay.
BMNH. P-6818 ; P-12531 ; P-12532.

Oxfordien supérieur de Pinar del Rio, Cuba.
USNM. 018645 ; 018647 ; 018648 ; 018653.

Great Odit formation.
BMNH. P-9844.

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).
AMNH. 3153 ; 7395 ; 12484.
JM. 6-19 ; 1935-94 ; 1938-98a, b ; 1949-28 ; 2297, 2638 ; 2727 ; 2728 ; 2730 ; 2733 ; 2734 ; 2736 ; 2801 ; 2802 ; 2804 ; 2805 ; 2806 ; 2807 ; 2808 ; 2821 ; 2822a, b ; 2824 ; 2825 ; 2826 ; 2827a, b ; 2829 ; 2832 ; 2833 ; 2834 ; 2835 ; 2836 ; 2837 ; 2838 ; 2840 ; 2848a, b ; 2850 ; 2852 ; 2854 ; 2855 ; 2857 ; 2858 ; 3033 ; 3180a ; 3181 ; 3182 ; 3260 ; 3261 ; 3270 ; 3355.
NR. 1885.40a, b ; 1885.IX.505a-c ; 1885.IX.506 ; 1951.I.97 ; 1953.I.127 ; 1960.XVIII.66 ; 1960.XVIII.85 ; 1960.XVIII.120 ; 1960.XVIII.121 ; 1960.XVIII.122 ; 1960.XVIII.125 ; 1960.XVIII.117 ; 1960.XVIII.118 ; 1960.XVIII.119 ; 1964.XXIII.165 ; 1964.XXIII.527a, b ; 1964.XXIII.528a, b ; 1964.XXIII.536 ; 1964.XXIII.579 ; 1969.I.73 ; 1975.IX.2 ; 1987.I.1.

Aspidorhynchus acutirostris
Tithonien de Bavière, Allemagne, et de l'Ain, France.

AMNH. 3160 ; 3175 ; 7403 ; 8769 ; 8770 ; 12482.
BMNH. P-941 ; P-970 ; P-972a, b ; P-973 ; P-2001 ; P-2055 ; P-2061 ; P-2858 ; P-36014 ; P-3777 ; P-3805 ; P-3807 ; P-10912 ; P-36013 ; P-37068 ; P-37802 ; P-37803 ; P41937.
FMNH. UC2033 , UC2048 ; UC2050 ; P25069 ; P25072 ; P25074 ; P25092 ; P25301 ; P25304.
JM. 540 ; 1957-51 ; 2255 ; 2804 ; 3465 ; 4418.
LHN. 15058 ; 15060 ; 15061 ; 15062 ; 150826 ; 150885 ; 150894.
MNHN. R-350b ; SLN-138.
NR. As.I.1241 ; As.I.1242 ; As.V.509a, b (holotype) ; As.VII.1106 ; As.VII.1107 ; As.VII.1108 ; As.VII.1109 ; 1954.I.230 ; 1964.XVII.3 ; 1972.XX.53.

Aspidorhynchus antarcticus
Jurassique supérieur, Formation Nordenkjöld, Antarctique.
BMNH. BAS P-1000a et b (holotype).

Aspidorhynchus arawaki
Oxfordien supérieur, Basin de Viñales, Cuba.
USNM. 018648 (holotype) ; 018645 ; 018647 ; 018653.

Aspidorhynchus crassus
Bathonien d'Oxfordshire, Angleterre.
BMNH. P-39199 et P-39200 (syntypes) ; P-877a, b ; P-4274 ; P-8594 ; P-3720a-f ;P-11095 ; P-11184 ; P-41294 ; P-45483 ; P-45484 ; P-45485 ; P-45486 ; P-45487 ; P-45488 ; P-45489 ; P-99901.

Aspidorhynchus euodus
Callovien d'Angleterre.
BMNH. P-967a-c ; P-5147 ; P-7575 ; P-21430a-c ; P-24076 ; P-24676 ; P-29042 ; P-29043 ; P-29044 ; P-29045 ; P-29047 ; P-37319 ; P-40518 (holotype) ; P-40519 ; P-40649 ; P-41147 ; P-41296 ; P-42181 ; P-42182 ; P-42295 ; P-46345 ; P-46350 ; P-46412 ; P-61499.

Aspidorhynchus fisheri
Kimméridgien du Dorsetshire, Angleterre.
BMNH. P- 6380 ; P-17317 ; P-28621.

Aspidorhynchus mandibularis
Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).
NR. 1954.I.529.

Aspidorhynchus sphekodes
Kimméridgien supérieur d'Orbagnoux, Ain, France.
Muséum d'Histoire naturelle d'Autun. Holotype n° 1224.

Belonostomus sp.
Cambridge Greensand.
BMNH. P-3545 ; P-7234 ; P-7235 ; P-35462.
Stonesfield state.
BMNH. P-958 ; P-5109 ; P-11152 ; P-20607 ; P-45490.

Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).
AMNH. 6860, 6861 ; 12483.
BMNH. P-4283 ; P-12762 ; P-49080 ; P-49081.
JM. 1953/118a, b ; 2518 ; 2800a, b ; 2841 ; 2842a, b ; 2843 ; 2845 ; 2849 ; 2850 ; 2851a, b ; 2854 ; 2995a, b ; 4445.
NR. As.VII.1070 ; 1956.I.422 ; 1960.VIII.47 ; 1960.VIII.114 ; 1960.VIII.115 ; 1960.VIII.116 ; 1960.VIII.117 ; 1960.VIII.118 ; 1960.VIII.119 ; 1964.XXIII.518 ; 1964.XXIII.519 ; 1964.XXIII.520 ; 1964.XXIII.521a, b ; 1964.XIII.522 ; 1967.I.304 ; 1967.IV.10 ; 1968.I.10.

Belonostomus sp. « 1 »
Crétacé supérieur, Nammoura, Liban.
MNHN. 1990-4-6 (3 exemplaires).

Belonostomus sp. « 2 »
Crétacé supérieur, Formation Amminadav, Ein-Yabrud, Israël.
FMNH. 13880 ; 13881 ; 13882 et 13883.

Belonostomus sp. « 3 »
Albien, Formation Morelos, Puebla, Mexico.
FMNH. PF 13483 ; PF 13484 ; PF 13485 ; PF 13486 ; PF 13487 ; PF 13488 ; PF 13489 ; PF 13490 ; PF 13491 ; PF 13492 ; PF 13493 ; PF 13494 ; PF 13495 ; PF 13496 ; 1991 ASZ/HP 302.

« ***Belonostomus*** » ***carinatus***
Grupe Bahia, Barrémien de l'État de Bahia, Brésil.
BMNH. 10062-P (type).

Belonostomus cinctus
Turonien du Sussex et du Kent, Angleterre.
BMNH. P-4266 (holotype).

Belonostomus dorsetensis
Kimméridgien du Dorsetshire, Angleterre.
BMNH. P-6175a, b (holotype) ; P-41129 ; P-41229 ; P-41401 ; P-41879 ; P-41880 ; P-42365 ; P-42368 ; P43565 ; P-43568 ; P-44189.

Belonostomus hooley
Néocomien de l'île de Wight, Angleterre.
BMNH. P-28419 (paratype) ; P-13255 ; P-47358.

Belonostomus kocki
Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).
BMNH. P-49136 (moulage).
NR. As.VII.1068 (holotype).

Belonostomus longirostris
Cénonien d'Amérique du Nord.
AMNH. 1115 ; 1116 ; 8609 ; 10601 ; 10111 ; 10112.

Belonostomus munsteri
Tithonien de Bavière, Allemagne, et de l'Ain, France.
BMNH. P-505 (holotype) ; P-3801 ; P-3802 ; P-37796 ; P-37797 ; P-37798 ; P-37799 ; P-37801.
JM. 3340.
MNHN. SLN-174.
NR. As.VII.1067 ; As.VII.1069 ; 1957.I.339a, b ; 1960.XVIII.60.

Belonostomus novaki
Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).
NR. 1902.II.13 (holotype).

Belonostomus sphyraenoides
Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).
AMNH. 4315.
BMNH. P-49129 (moulage du type) ; P-3800 ; P-7576 ; P-37800.
NR. As.VII.1066.

Belonostomus tenuirostris
Tithonien de Bavière, Allemagne, et de l'Ain, France.
AMNH. 3142.
BMNH. P-143 ; P-962a, b ; P-2001 ; P-3802 ; P- 4690 ; P-7661 ; P-12763 ; P-35014 ; P-36029.
JM. 2844.
LHN. 15042 ; 15043 ; 15047 ; 15049 ; 15050 ; 15051 ; 15052 ; 15053 ; 15054 ; 15055 ; 15056 ; 15057 ; 15059 ; 15315 ; 15335 ; 15336 ; 15468 ; 15520 ; 150910 ; K300 ; K334 ; K356 ; K392 ; K426 ; K442 ; K465 ; K466 ; K467 ; K554 ; K644 ; K658 ; K748 ; K820.
MNHN. CRN-7 ; CRN-8.
NR. As.I.1207 ; 1961.I.212 ; 1964.XXIII.518 ; 1986.XV.122 ; 1986.XV.123.

Belonostomus ventralis
Tithonien de Bavière, Allemagne (Solnhofen).
BMNH. P-7577.

Vinctifer sp.
Campanien terminal d'Argentine.
MACN. s/n°

Vinctifer comptoni
Albien. Partie supérieure de la formation Santana, nord-est du Brésil.
AMNH. 11922 ; 12392 ; 12827 ; 12867 ; 12868 ; 13603r ; 19137.
BHN2P. 2 ; 3 ; 4 ; 5 ; 6 ; 7.
BMNH. P-47892 (néotype) ; P-975a ; P-975b ; P-975c ; P-975d ; P-975e ; P-975f ; P-3809 ; P-3810a, b ; P-3811a, b ; P-5269 ; P-15494 ; P-14495a ; P-15495b ; P-15495c ; P-20135 ; P-28616a ; P-28616b ; P-28899a ; P-45931a, b ; P-47893 ; P-47894 ; P-47895 ; P-47896 ; P-50812 ; P-54591a, b ; P-54592a, b ; P-54679 ; P-54680 ; P-54886a, b ; P- 62703a, b.
DGM. 1275-P ; 1278-P ; 1279-P ; 1281-P.
FMNH. PF8330a, b ; PF8331. PF8332a, b ; PF8333a, b ; PF9605 ; PF9669 ; PF9778 ; PF9779 ; PF9780 ; PF10267 ; PF10380a, b ; PF10749 ; PF10750a, b ; PF10751 ; PF10752 ; PF10753 ; PF10754 ; PF10755a, b ; PF10756a, b ; PF10757a, b ; PF10758a, b ; PF10759 ; PF10760 ; PF10761 ; PF10762 ; PF10764 ; Tlayua 1 ; Tlayua 2.
MNHN. BCE 1a, b ; BCE 2a, b ; BCE 3a-c ; BCE 6a-c ; BCE 11 ; BCE 14 ; BCE 40 ; BCE 63a, b ; BCE 240 ; BCE 259a, b ; BCE 325 ; BCE 331 ; BCE 359 ; BCE 374 ; BCE 375 ; BCE 378 ; BCE 379 ; BCE 380 ; BCE 381 ; BCE 382 ; BCE 383.
NR. 1971.I.169a, b ; 1972.I.14 ; 1972.I.28.
PMB-UERJ. P.1 ; P.2 ; P.3 ; P.4 ; P.5 ; P.6 ; P.49 ; P.50 ; P.51 ; P.52 ; P.53 ; P.54 ; P.60 ; P.61 ; P.62 ; P.63 ; P.64 ; P.65 ; P.66 ; P.80.

Vinctifer longirostris
Aptien. Formation Marizal, État de Bahia, Brésil.
DGM. 460-P (holotype) ; 461-P ; 462-P ; 463-P ; 538-P ; 988-P ; 990-P et 991-P.

Aptien. Partie inférieure de la formation Santana, nord-est du Brésil.
DGM. 1332-P.
MNHN. BCE 337.
PMB-UERJ. P.47 ; P.48.

Vinctifer punctatus
Crétacé inférieur. Formation Muribeca, État de Sergipe/Alagoas, Brésil.
UERJ. DBAV PZ 20.

Vinctifer sweeti
Albien. Formation Rolling Downs, Queensland, Australie.
BMNH. P 62533.

AMIIDAE

Amia calva
PMB-UERJ. 4-PA ; 66-PA ; 67-PA.

Enneles audax
PMB-UERJ. P.188 ; P.189.

LEPISOSTEIDAE

Lepisosteus platyrhynchus.
PMB-UERJ. 83-PA ; 84-PA ; 99-PA.

Obaichthys decoratus
DGM. 1336-P.

Obaichthys laevis
DGM. 1155-P.

PACHYCORMIDAE

Pachycormus macropterus
MNHN. 1887-24-1 ; 10529.

Pachycormus curtus
MNHN. 1872-493.

Saurostomus esocinus
MNHN. 1897-13-6 ; 1955-1-18.

HALECOSTOMII *incertae sedis*

Callovian *Pholidophorus*
BMNH. P.32579.

Pholidophorus bechei
BMNH. P.500b ; P.51682.

TELEOSTEI *incertae sedis*

Leptolepis dubia
BMNH. P. 919 ; P. 3582a ; P. 51759.

Leptolepis coryphaenoides
BMNH. Collection du Natural History Museum.

Nitellopsis (*Tectochara*) du groupe *merianii* (Charophyta) : les populations de la molasse suisse (types) et du gisement miocène de Li Mae Long, Thaïlande, biostratigraphie et paléoécologie

Jean-Pierre BERGER
Institut de Géologie, Université de Fribourg,
CH-1700 Fribourg (Suisse)

Berger J.-P. 1997. — *Nitellopsis* (*Tectochara*) du groupe *merianii* (Charophyta) : les populations de la molasse suisse (types) et du gisement miocène de Li Mae Long,Thaïlande, biostratigraphie et paléoécologie. *Geodiversitas* 19 (4) : 773-781.

MOTS CLÉS
Miocène,
charophytes,
Thaïlande,
molasse suisse,
taxinomie,
paléoécologie.

RÉSUMÉ
Les charophytes du gisement miocène de Li appartiennent toutes au même taxon : *Nitellopsis* (*Tectochara*) du groupe *merianii*. Les caractères morphologiques et statistiques de ces gyrogonites permettent de les comparer à celles des gisements de l'Oligo-Miocène européen, parmi lesquelles la population-type de l'espèce *meriani*, provenant de la molasse suisse. Bien qu'elles n'autorisent qu'une interprétation stratigraphique peu précise (Oligocène-Miocène) dans le problème des corrélations biostratigraphiques entre l'Europe et l'Asie, ces charophytes n'en représentent pas moins un jalon intéressant au point de vue paléogéographique, confirmant qu'un même groupe de charophytes vivait en Europe et en Asie à la fin du Miocène inférieur.

KEY WORDS
Miocene,
charophytes,
Thailand,
Swiss molasse,
Taxonomy,
Paleoecology.

ABSTRACT
The charophytes of the Miocene deposits from Li belong to the same taxon: *Nitellopsis* (*Tectochara*) *merianii* group. The morphologic and statistic characters of these gyrogonites are compared with those from the European deposits, including the type population of the Swiss molasse. The use of these charophytes is still questionable for stratigraphic purpose (only Oligo-Miocene) but they represent a good paleogeographic step for the comprehension of the charophyte common evolution between Europe and South Asia.

INTRODUCTION

En raison de son intérêt paléontologique, le bassin de Li a récemment fait l'objet de plusieurs publications à but essentiellement biostratigraphique. Le lecteur en trouvera un résumé dans les récents travaux de Soulié *et al.* (1997) et de Mein & Ginsburg (1997, ce volume). Les charophytes étudiées ici ont été découvertes lors des lavages-tamisages effectués pour la recherche des micromammifères (Mein & Ginsburg 1997) et proviennent d'une argile fossilifère de la région SW du bassin, appelé « Mae Long Sub-Basin » (Fig. 1). Elles sont représentées dans l'échantillon par quelques centaines de gyrogonites (= parties calcifiées de la fructification) qui appartiennent toutes au même groupe taxinomique : *Nitellopsis* (*Tectochara*) groupe *merianii*. Avant de discuter des caractères permettant cette attribution et des conséquences en découlant, il nous paraît utile de rappeler ici quelques principes de base de la systématique des charophytes.

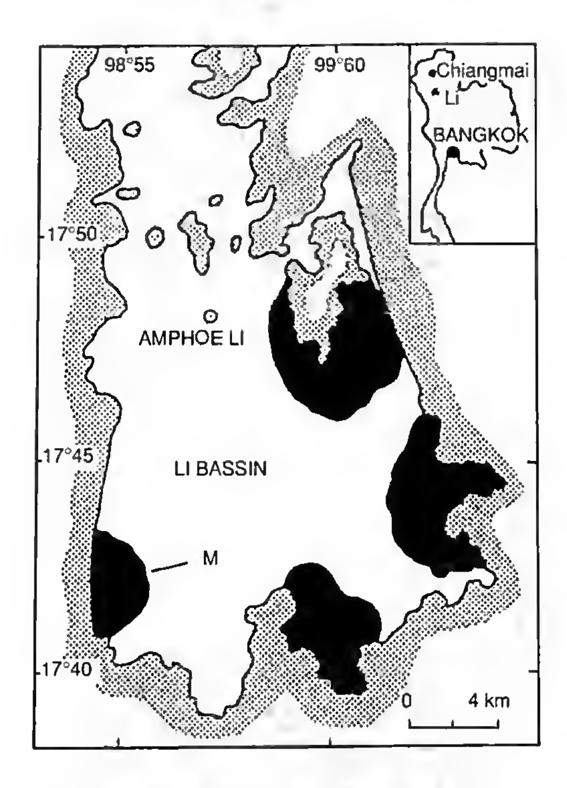


Fig. 1. — Le bassin de Li et le sous-bassin de Li Mae Long : les niveaux anté-tertiaires sont en pointillés ; les quatre sous-bassins tertiaires en noir. **M** = Mae Long.

PROBLÈMES DE DÉTERMINATION DES CHAROPHYTES FOSSILES

La détermination des charophytes nécessite souvent un matériel important (100 gyrogonites ou plus par espèce) afin d'en reconnaître les variations morphologiques intraspécifiques. Dans certains cas, ce sont même des caractères exclusivement biométriques qui permettent d'attribuer une population à une espèce plutôt qu'à une autre. Or les études fondées sur les populations actuelles (Soulié-Märsche 1989) montrent bien que les charophytes présentent à la fois les deux difficultés majeures de la taxinomie, à savoir :

1. Des phénomènes de convergence très forte entre les gyrogonites d'espèces différentes (par exemple dans le genre *Chara*) qui rendent impossible leur distinction. Résultat dans le fossile : des gyrogonites semblables peuvent avoir appartenu à plusieurs espèces.

2. Une très forte variation individuelle (une seule plante peut produire plusieurs centaines de gyrogonites), marquée sur les gyrogonites par une forte variabilité de certains caractères (notamment concavité des cellules et taille). Résultat dans le fossile : des formes apparemment différentes peuvent avoir appartenu à une seule espèce.

En outre, le degré de calcification des gyrogonites peut modifier certaines caractéristiques morphologiques (rapport longueur/largeur, convexité des cellules, etc.) et conduire à donner des noms différents à ce qui ne représente en fait qu'une seule espèce.

LE CAS DE *Nitellopsis* (*Tectochara*) *merianii* EN EUROPE

Nitellopsis (_Tectochara_) _merianii_
(Alex. Braun ex Unger)
Grambast *et* Soulié-Märsche, 1972

Le genre *Nitellopsis* n'est plus représenté actuellement que par une seule espèce, *Nitellopsis obtusa.* Dans le fossile, quatre sous-genres (*Nitellopsis, Tectochara, Campaniella, Microstomella*) et de

nombreuses espèces ont été créées. À l'exception de certaines espèces bien typées par leur ornementation [*N.* (*T.*) *thaleri* ou *N.* (*T.*) *ginsburgi*, par exemple] ou par leur taille [*N.* (*T.*) *major*, *N.* (*T.*) *latispira*], la majorité des taxons sont très difficiles à distinguer les uns des autres. Soulié-Märsche (1975) a proposé d'utiliser les caractères du pore basal pour séparer des populations du Miocène moyen au Pliocène. La méthode ne fonctionne malheureusement pas pour des âges antérieurs au Miocène moyen, ce qui rend toute séparation de population impossible, malgré le nombre élevé de gyrogonites découvertes (souvent plusieurs milliers par échantillon).
Les premiers auteurs s'étaient très tôt rendu compte du problème et la quasi-totalité des gyrogonites attribuées plus tard à *Nitellopsis* étaient alors séparées en « *Chara helicteres* » et en « *Chara meriani* » (les charophytes étaient à l'époque toutes attribuées au genre *Chara*). Par la suite, différentes sous-espèces de *merianii* ont été créées, puis érigées en espèces (« *Tectochara* » *merianii*, *T. globula*, *T. huangi*, *T. helvetica*, *cf.* notamment Grambast & Soulié-Märsche 1972). Nous y avons nous-mêmes contribué (Berger 1983) en proposant deux nouvelles combinaisons : *N.* (*T.*) *meriani octospirae* et *N.* (*T.*) *meriani stipitata*.

Le créateur de l'espèce *merianii* reste une énigme : la première diagnose connue est due à Unger (1850 : 34) dans son *Genera et species Plantarum Fossilium*, mais l'espèce est notée « *Chara meriani* Alex. Braun Manuscr. ». Il semble qu'Unger ait eu en main un manuscrit écrit par Alex. Braun et concernant plusieurs espèces de charophytes fossiles (*meriani*, *escheri*, *inconspicua*). Quoiqu'il en soit, ce manuscrit n'ayant jamais été publié, l'espèce est généralement attribuée à Unger, 1850. Cet auteur n'en donne hélas pas de figure, ni de dessin. Il le fera quelques années plus tard, mais à tort : en effet, et comme le remarque très justement Heer (1855), les gyrogonites figurées par Unger (1852) dans son *Iconographia Plantarum Fossilium* (Tafel XXV/10-12) ne correspondent pas à la description du « *Chara meriani* ». La première illustration fiable de l'espèce est donc due à Heer (1855) (Flora I, p. 24 Taf. IV/3). Ce dernier la signale dans de nombreux gisements suisses et allemands, mais ses figures ne proviennent que de trois d'entre eux, tous en provenance de la molasse suisse : Solitude, près de Lausanne (a, b, c, d, ? f et g), Belmont près de Lausanne (e) et Basel St Jakob (h, i, ? k) . Nous avons retrouvé les spécimen de la Solitude et de Belmont au musée cantonal de Géologie de Lausanne.

– MGL 7187 Solitude = Orig. OH. Taf. IV/3 a, b, c, d : il s'agit d'une plaque de marnes calcaires portant quelques *Nitellopsis* qui paraissent correspondre aux dessins de Heer. En plus de cet échantillon se trouve le MGL 7188, en provenance du même gisement, et qui résulte certainement d'un lavage des marnes de la même couche. Il s'agit en effet d'une éprouvette contenant plusieurs centaines de gyrogonites, que l'on peut considérer comme topotypes.

– MGL 3191 Belmont = Orig. OH. Taf. IV/3 e : il s'agit d'une éprouvette contenant une trentaine de gyrogonites du groupe *meriani*.

N. (*T.*) *merianii* a été désignée comme espèce-type du sous-genre *Nitellopsis* (*Tectochara*) par Grambast & Soulié-Märsche (1972), mais sans qu'un holotype ou une population-type ne soit décrite ou figurée : les auteurs se réfèrent à Unger et à Heer pour l'holotype.
Cette lacune sera comblée sous peu, du fait que des gyrogonites des échantillons MGL 7188 (Solitude) et MGL 3191 (Belmont) ont été choisies pour figurer l'espèce-type du sous-genre *Nitellopsis* (*Tectochara*) dans le futur volume « Charophyte » du *Treatise*.

Nitellopsis (*Tectochara*) groupe *merianii*

En examinant les riches populations récoltées dans divers gisements oligo-miocènes d'Europe, nous sommes constamment confrontés à la question : y a t-il une ou plusieurs espèces de *Nitellopsis* dans nos populations ? Dans la quasi totalité des cas, nous avons retrouvé toutes les « espèces » ensemble : aux côté de typiques « *merianii* » se trouvaient des formes plus globuleuses (« *globula* »), ou plus petites (« *helvetica* ») ou plus allongées avec une base légèrement étirée (« *huangi* »). De plus, ces mêmes « espèces » se retrouvent aussi dans la population-type de *merianii* (MGL 7188).

En conséquence, il nous semble clair qu'il est inutile de séparer les populations « merianisantes » de l'Oligo-Miocène : toutes les formes se retrouvent ensemble quelle que soit leur position stratigraphique. Ainsi, bien qu'il paraisse probable que nous soyons en présence de plusieurs espèces, il est impossible, à partir des seules gyrogonites, de distinguer entre variation spécifique et variation individuelle ou entre convergence de forme et caractères phénotypiques. C'est pourquoi nous avons réuni toutes ces gyrogonites en un seul groupe, le « groupe *merianii* » (Berger 1992).

Cette notion de « groupes morphologiques » ne représente probablement qu'une entité artificielle, mais elle a au moins le mérite de clarifier la situation et de permettre une détermination rapide, fiable et utilisable par le géologue (Berger 1994).

Au total, nous avons étudié et attribué à *N.*(*T.*) groupe *merianii* des charophytes provenant de plus de 500 gisements de la molasse suisse, près de 100 gisements de l'Oligo-Miocène de France,

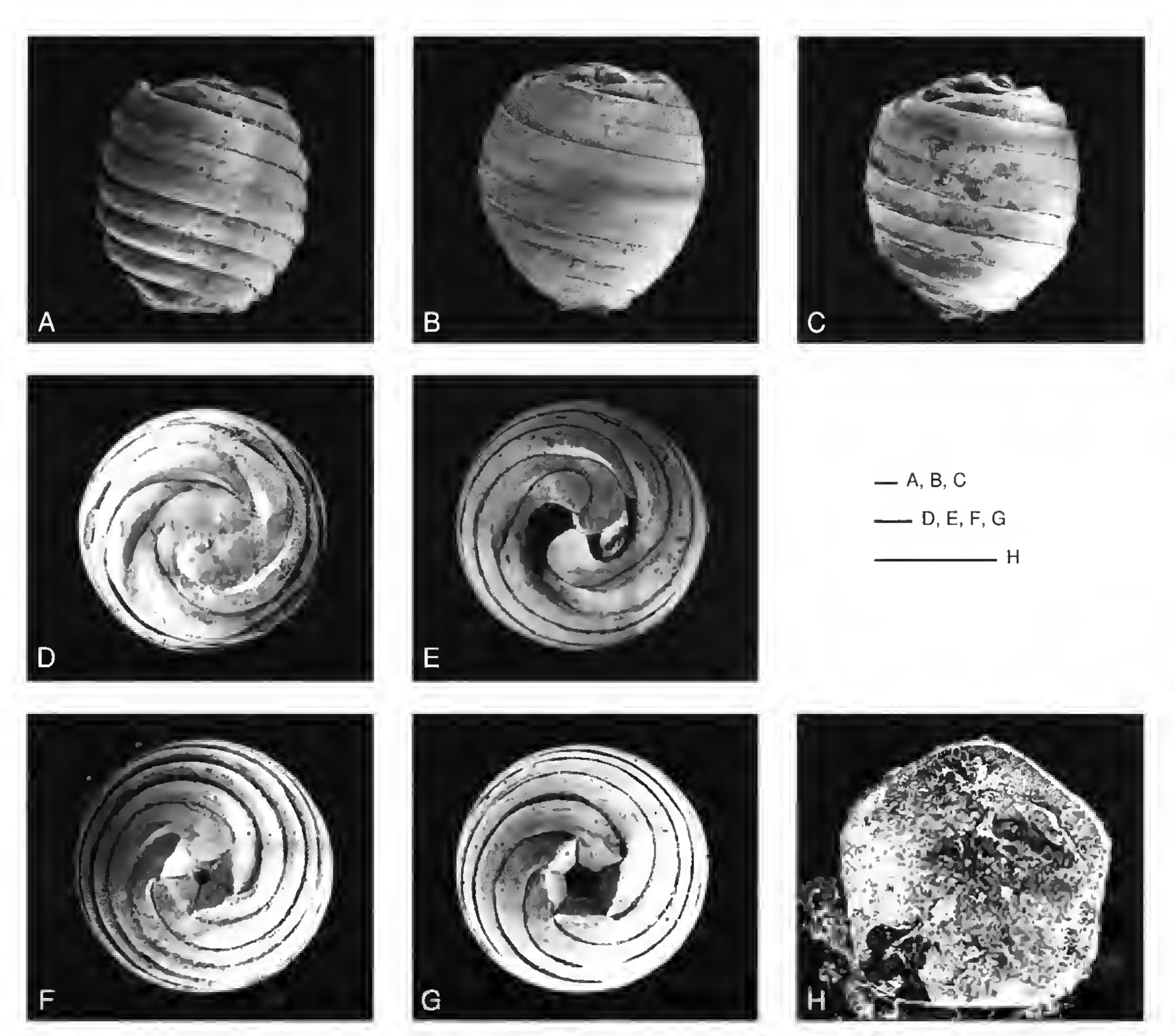


FIG. 2. — *Nitellopsis (Tectochara)* groupe *merianii* de LI : **A**, profil, forme à cellules convexes, noter l'apex et la base légèrement tronquée ; **B**, profil, forme globuleuse à cellules plan-convexes ; **C**, profil, forme à cellules plan-concaves et à sutures marquées, noter les nodules apicaux proéminents et la base légèrement étirée ; **D**, vue apicale, noter le très fort rétrécissement des cellules apicales et les nodules proéminents ; **E**, vue apicale, noter le très fort rétrécissement, bien visible grâce à la partie manquante ; **F**, vue basale, noter le pore basal dans un entonnoir pentagonal ; **G**, vue basale, noter le pore basal de grande taille dans un entonnoir pentagonal ; **H**, plaque basale pentagonale, très mince, vue de l'apex. Échelles : 100 µm.

ainsi que divers gisements d'Allemagne, d'Angleterre, d'Autriche, d'Espagne, d'Italie, de Tchécoslovaquie et de Turquie (Berger 1992).

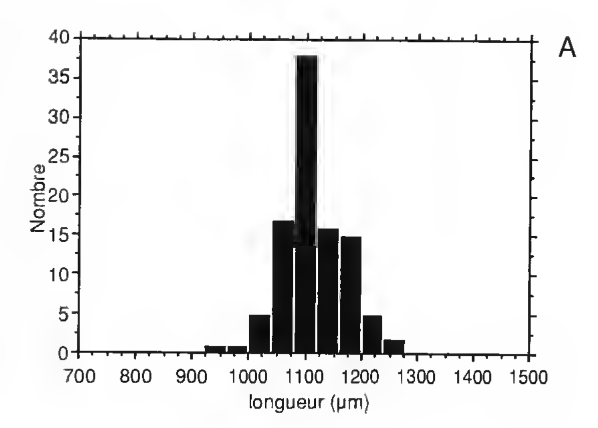
LES *Nitellopsis* (*Tectochara*) groupe *merianii* DU GISEMENT DE LI

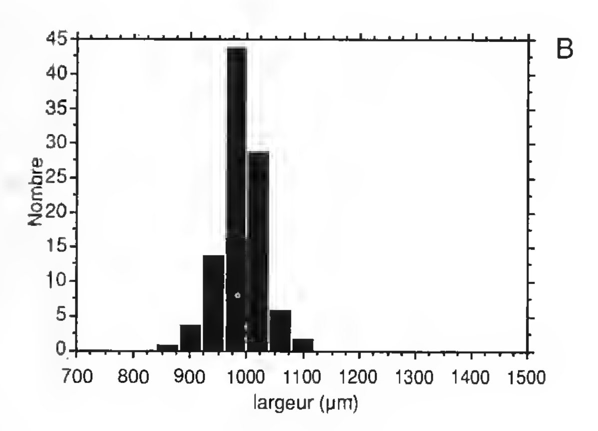
Les charophytes figurées dans cet article sont conservées à l'Institut de Géologie de l'université de Fribourg (coll. Berger : gisement Li).

Les charophytes du gisement de Li sont constituées de plusieurs centaines de gyrogonites ovoides présentant 8-10 tours, généralement convexes, rarement plans (Fig. 2A-C). L'apex est typique du genre *Nitellopsis*, montrant un très fort amincissement et un net rétrécissement des cellules (Fig. 2D, E). Les nodules apicaux sont généralement proéminents (Fig. 2C, D). La base est tronquée (Fig. 2A), parfois légèrement étirée (Fig. 2C), avec un pore basal intégré dans un entonnoir bien marqué (Fig. 2F, G). La plaque basale très mince est typique de *Nitellopsis* (Fig. 2H).

Au niveau des tailles, la population de Li se trouve entre 960 et 1240 µm de long (moyenne 1106 µm) pour 860 à 1080 µm de large (moyenne 978 µm). Le rapport longueur/largeur est de 1,04 à 1,22 (moyenne 1,13). Les histogrammes des longueurs, largeurs et du rapport L/l sont donnés dans la figure 3.

Les caractères morphologiques (forme, apex) de ces charophytes ne laissent aucun doute quant à leur appartenance au sous-genre *Nitellopsis* (*Tectochara*), Grambast *et* Soulié-Märsche, 1972. De même, les caractères morphométriques joints à l'absence totale d'ornementation permettent d'attribuer ces gyrogonites au *Nitellopsis* (*Tectochara*) groupe *merianii*. On y retrouve d'ailleurs tous les intermédiaires entre les petites formes (anciennement « *helvetica* ») et les formes plus globuleuses (« *globula* ») et à base plus étirée (« *huangi* »), confirmant l'impossibilité de séparer ces « espèces ».





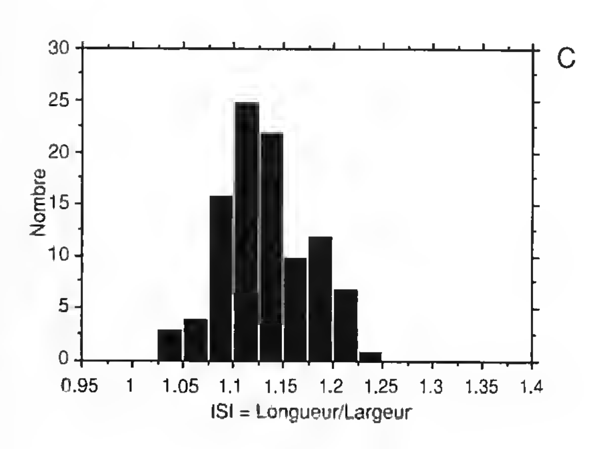


FIG. 3. — *Nitellopsis* (*Tectochara*) groupe *merianii*, gisement Li (Thaïlande) : **A**, histogramme des longueurs ; **B**, histogramme des largeurs ; **C**, histogramme ISI du rapport longueur/largeur. Mesures (en µm) effectuées sur 100 gyrogonites. Programme Statview 4.02 (Macintosh).

BIOSTRATIGRAPHIE

Depuis de nombreuses années, et malgré les difficultés mentionnées plus haut, les charophytes se sont révélées être un outil excellent pour la biostratigraphie du Tertiaire, et plus particulièrement du Paléogène. En effet, et jusqu'au Miocène au moins, de nombreux taxons bien différenciables ont pu être créés, permettant l'élaboration d'une biostratigraphie fine (GEC 1992 ; Riveline *et al.* 1996). La situation semble se détériorer à partir du Miocène moyen et jusqu'à l'actuel : durant cette période, la majorité des gyrogonites rencontrées sont morphologiquement si proches que l'on arrive à peine à distinguer deux ou trois formes différentes. La raison en est inconnue pour l'instant, mais une hypothèse peut être formulée : les convergences de formes ont fortement augmenté à partir du Miocène en raison de la prédominance du genre *Chara* (genre actuellement bien connu pour la difficulté de détermination de ses gyrogonites) et de genres dont les gyrogonites ne calcifient pas (*Nitella* par exemple). L'apparente uniformité des charophytes fossiles post-miocènes est donc peut-être simplement due à la dispatition des genres et espèces bien reconnaissables, notamment de toutes les espèces ornées.

Les *Nitellopsis* du groupe *merianii* ne sont pas considérées comme de bons marqueurs stratigraphiques : elles débutent dans la zone à *Vasiformis-tuberculata* (Éocène supérieur) et se poursuivent probablement jusqu'au Miocène supérieur (Fig. 4). Si l'apparition de ces formes paraît clairement établie en Europe, la date précise de leur extinction reste incertaine :

– Elles sont encore abondantes au Miocène moyen (MN6-MN8, Berger 1992), où elles coexistent avec *N.* (*T.*) *ginsburgi* (facilement reconnaissable à son ornementation) et avec *N.* (*T.*) *etrusca* (qui se distingue des *merianii* par sa grande taille et le faible rétrécissement des cellules apicales).

– Elles semblent disparaître entre la fin du Miocène moyen (MN9) et le début du Pliocène (MN13), où ne subsistent plus que *N.* (*T.*) *etrusca* et les espèces du sous-genre *Nitellopsis* (*Nitellopsis*), qui reste le seul représentant du genre *Nitellopsis* au Plio-Pléistocène (Riveline *et al.* 1996).

Il faut également rappeler ici un problème plus général : les zones de charophytes du Tertiaire ont été établies et corrélées sur la base des données connues en Europe, et leur application à la stratigraphie de l'Asie est encore à l'état d'ébauche. Les nombreuses études de charophytes tertiaires publiées par les paléontologues de Chine ou d'Inde ne sont pas toujours corrélées avec des données bio- ou chronostratigraphiques précises. Dans cette optique, le gisement de Li, bien daté par les mammifères, représente un jalon supplémentaire dans la comparaison entre les biozones des deux continents.

PALÉOÉCOLOGIE

La paléoécologie de toutes les *Nitellopsis* fossiles est généralement déduite de l'écologie de la seule espèce du genre encore vivante, *Nitellopsis obtusa*. Celle-ci ne vit que dans les milieux strictement dulcicoles, sous quelques mètres d'eau seulement (Corillion 1957). Encore faut-il que ce seul représentant actuel du genre soit considéré comme représentatif des quatre sous-genres et des dizaines d'espèces connues dans le fossile ! Il faut toutefois noter que les *Nitellopsis* tertiaires sont très fréquentes dans les dépôts attribués à des milieux palustres de faible profondeur et strictement dulcicoles.

FIG. 4. — Répartition stratigraphique de *N.* (*T.*) groupe *merianii* selon les biozones de charophytes et de mammifères. Les corrélations entre magnétostratigraphie, biostratigraphie, chronostratigraphie et géochronologie sont reprises de la synthèse stratigraphique de l'Oligo-Miocène de Berger (1996). **A**, Steininger, Bernor & Fahlbusch 1990 (Néogène) ; **B**, Legendre & Bachelet 1993 (Paléogène, « *numerical ages* ») ; **C**, niveau suisse à mammifères, corrélé avec les études biostratigraphiques, radiométriques et magnétostratigraphiques récentes, *cf.* Berger 1996 ; **D**, biozones d'après Riveline *et al.* 1996, corrélées avec la colonne A/B ; **E**, biozones d'après Riveline *et al.* 1996, corrélées avec la colonne C ; **F**, Harland *et al.* 1989 ; **G**, Odin & Odin 1990 *in* Odin & Luterbacher 1992 (Paléogène) ; **H**, en accord avec les deux échelles différentes publiées par Riveline, Berger *et al.* 1996 ; **I**, Berggren, Kent, Aubry & Hardenbol 1995. ■ = GSSP.

Ma	Magnetostratigraphy (CANDE & KENT 1992, 1995)	Mammal Zones and Levels A / B	C	Levels	Charophyte Zones D / E	Mediterranean Stages F G/A H/I	Series A G/A
6	3A n 1, 3A n 2, 3An, 3A	MN12				MESSINIAN	
7	3A r, 3B n, 3B r, 3B						
8	4 n 1, 4 n 2, 4 n, 4 r 1, 4 r 2, 4 r, 4	MN11					LATE
9	4A n, 4A r 1, 4A r 2, 4A r 3, 4A r, 4A				*Nitellopsis*	TORTONIAN	
10	5 n 1, 5 n 2, 5 n	MN10			*(Tectochara)*		
11	5 r 1, 5 r 2, 5 r 3, 5 r, 5	MN9	MN9	Charmoilles, Nebelberg	*etrusca*		
12	5A n 1, 5A n 2, 5A r 1, 5A r 2, 5A r 3, 5A n, 5A r, 5A	MN8	MN8	Anwil			
13	5AA, 5AB n, 5AB r, 5AB, 5AC n, 5AC r, 5AC	MN7	MN7	Le Locle - Grat		SERRAVALLIAN	MIDDLE / MIOCENE
14	5AD n, 5AD r, 5AD	MN6	MN6	Ornberg			
15	5B n 1, 5B n 2, 5B n, 5B r, 5B			Rümikon, Vermes 2- Tobel Hombr.		LANGHIAN	
16	5C n 1, 5C n 2, 5C n 3, 5C n, 5C	MN5	MN5	Vermes 1 - Martinsbrunnell	*Nitellopsis*		
17	5C r, 5D n, 5D r, 5D	MN4	MN4	Hirschthal - Tägernaustr	*(Tectochara)*		
18	5E n, 5E r, 5E		MN3b	Hintersteinbruch	*ginsburgi*	BURDIGALIAN	
19	6 n, 6 r, 6	MN3	MN3a	Bierkeller			EARLY
21	6A n 1, 6A n 2, 6A n, 6A r, 6A			Brüttelen, Goldingertobel 1			
22	6AA r 1, 6AA n, 6AA r 2, 6AA r 3, 6AA r, 6AA	MN2b	MN2b, MN2a	Vully 1, La Chaux, Fornant 11	*Stephanochara berdotensis*	AQUITANIAN	
23	6B n 1, 6B n 2, 6B n, 6B r, 6B		MN1	Boudry 2			
24	6C n 1, 6C n 2, 6C n 3, 6C n, 6C r, 6C	MN2a	MP30, MP29	Brochene Fluh, Küttigen, Rickenbach	*Rantzieniella nitida* / *Rantzieniella nitida*, *Chara notata*		
25	7 n 1, 7 n 2, 7 n, 7 r, 7	MN1, MP30	MP28	Fornant 6, Fornant 7	*Chara notata*		LATE
26	7A n, 7A r, 7A, 8 n 1, 8 n 2, 8 n, 8	MP29	MP27	Boningen, Aarwangen, Wynau	*Stephanochara ungeri* / *Stephanoch. ungeri*	CHATTIAN	
27	8 r, 9 n, 9	MP28, MP27	MP26	Mümliswil, Oensingen			
28	9 r, 10 n 1, 10 n 2, 10 n, 10	MP26	MP25	Bumbach	*Chara microcera*		OLIGOCENE
29	10 r	MP25	MP24	Grenchen 1			
30	11 n 1, 11 n 2, 11 n, 11 r, 11	MP24					
31	12 n, 12 r, 12	MP23	MP23	Lovagny	*Rhabdochara major*	RUPELIAN	EARLY
32		MP22	MP22	Balm			
33	13 n, 13 r, 13	MP21			*Stephanochara pinguis*		
34					*Stephanochara vectensis*		
35	15 n, 15 r, 15	MP20, MP19			*Harrisichara vasiformis-tuberculata*		EOCENE
36	16 n 1, 16 n 2, 16 n, 16 r, 16	MP18			*Gyrogona tuberosa*	PRIABONIAN	LATE
37	17 n 1, 17 n, 17	MP17			*Psilochara repanda*		

Répartition stratigraphique de *N. (T.)* groupe *merianii*

RÉPARTITION PALÉOGÉOGRAPHIQUE DE *N.* (*T.*) groupe *merianii* DANS L'OLIGO-MIOCÈNE

En plus des nombreuses découvertes européennes, *N.* (*T.*) groupe *merianii* a été abondamment décrite en Asie du Sud-Est. Le récent article de Soulié-Märsche *et al.* (1997) en donne une excellente synthèse, montrant la présence de ce taxon dans divers bassins chinois et thaïlandais. L'analyse de ces populations pourtant géographiquement très éloignées ne montre pas de différences significatives. Bien que les corrélations stratigraphiques entre gisements asiatiques et européens soient encore trop peu fiables, tant pour discuter de l'origine de cette espèce que pour en reconstituer l'évolution biogéographique, il est frappant de constater le succès qu'ont connu les *Nitellopsis* du groupe *merianii* au cours de l'Oligo-Miocène. Dès leur apparition, elles semblent coloniser tout le continent eurasiatique, et ceci dans un laps de temps qui échappe à la résolution stratigraphique traditionnelle. Elles dominent la charoflore durant tout l'Oligo-Miocène puis diminuent brusquement sans raison évidente. Seule une analyse détaillée de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène inférieur des divers bassins eurasiatiques (et notamment de Turquie, d'Ukraine, du Kazakhstan, d'Inde, de Thaïlande et de Chine) permettrait de mieux comprendre l'origine, les directions des migrations et les raisons du succès de ce groupe durant une grande partie du Tertiaire.

CONCLUSION

La présence simultanée de charophytes et de mammifères dans un même gisement est toujours d'un grand intérêt pour les corrélations stratigraphiques en milieu non marin. Bien que, dans le cas précis, les charophytes récoltées appartiennent à un groupe dont l'intérêt stratigraphique reste mineur, elles démontrent néanmoins la présence simultanée, à la fin du Miocène inférieur (MN4), de *N.* (*T.*) groupe *meriani* depuis l'Europe occidentale jusqu'en Asie du Sud-Est. Il s'agit donc bien d'un nouveau jalon dans la compréhension des phénomènes de colonisation et de « migration » des charophytes.

Remerciements
Je remercie P. Mein (Lyon) et L. Ginsburg (Paris) de m'avoir fait part de l'existence des charophytes de Li et de m'avoir donné l'occasion de publier les résultats de leur étude. Je remercie également I. Soulié-Märsche (Montpellier) et C. Martin-Closas (Barcelone) de leurs remarques constructives lors de la révision du présent manuscrit.

RÉFÉRENCES

Berger J.-P. 1983. — Charophytes de l'« Aquitanien » de Suisse occidentale. Essai de taxonomie et biostratigraphie. *Geobios* 16/1 : 5-37.

— 1986. — Biozonation préliminaire des charophytes oligocènes de Suisse occidentale. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 79/3: 897-912.

— 1992. — *Paléontologie de la Molasse de Suisse occidentale.* Thèse d'habilitation, université de Fribourg, 25.5.1992, 500 p.

— 1994. — Grouping species: necessity or heresy? *Abstract volume VIIth meeting of the GEC* (Group of European Charophytologists), Barcelona, July 1994: 1, 2.

— 1996. — Cartes paléogéographiques-palinspastiques du bassin molassique suisse (Oligocène inférieur-Miocène moyen). *Neues Jahrbuch für Geologie/Paläontologie Abhandlungen* 202/1: 1-44.

Berggren W. A., Kent D. V., Aubry M.-P. & Hardenbol J. 1995. — Geochronology, Time scales and global stratigraphic correlation. *SEPM*, Special Publication 54: 1-386.

Corillion R. 1957. — Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. *Travaux du Laboratoire de botanique de la Faculté des Sciences d'Angers*, fascicules 11 et 12.

GEC 1992 (Berger J.-P., coord.). — Biostratigraphical correlations between European charophytes and mammals from the Palaeocene to Middle Miocene: first results, *in* Kovar-Eder J. (ed.), Palaeovegetation development in Europe, *Proceedings Pan-European Palaeobotanical Conference 19-23.IX.1991*, Museum Natural History Vienna: 107-110.

Grambast L. & Soulié-Märsche I. 1972. — Sur l'ancienneté et la diversification des *Nitellopsis* (Charophytes). *Paléobiologie continentale*, Montpellier, 3 (3), 14 p.

Harland W. B., Armstrong R. L., Cox A. V., Craig L. E., Smith A. G. & Smith D. G. 1989. —

A geologic time scale 1989. Cambridge University Press, Port Chester.

Heer O. 1855. — *Die tertiäre Flora der Schweiz.* I. Winterthur: 1-118.

Legendre S. & Bachelet B. 1993. — The numerical ages: a new method of datation applied to Paleogene mammalian localities from Southern France. *Newsletter in Stratigraphy* 29 (3): 137-158.

Mein P. & Ginsburg L. 1997. — Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long (Thaïlande). *Geodiversitas* 19 (4) : 783-843.

Odin G. S. & Luterbacher H. P. 1992. — The age of the Paleogene stage boundary. *Neues Jahrbuch für Geologie/Paläontologie Abhandlungen* 186 (1-2): 21-48.

Riveline J., Berger J.-P., Feist M., Martin-Closas C., Schudack M. & Soulié-Märsche I. 1996. — European Mesozoic-Cenozoic charophyte biozonations. *Bulletin de la Société géologique de France* 167/3 : 453-468.

Soulié-Märsche I. 1975. — Entwicklungslinien der *Nitellopsis* (Characeen) vom Obermiozän bis zum Quartär. *VIth Congr. RCMNS* Bratislava: 429-432.

— 1989. — *Étude comparée de fructifications de charophytes actuelles et fossiles (Néogène et Quaternaire) et phylogénie des genres actuels.* Thèse de la faculté des Sciences de Montpellier, Imprimerie des Tilleuls, Millau, France, 237 p.

Soulié-Märsche I., Gemayel P., Chaimanee Y., Suteethorn V., Jaeger J.-J. & Ducrocq S. 1997. — *Nitellopsis* (Charophyta) from the Miocene of Northern Thailand. *Alcheringa* 21: 141-156.

Steininger F., Bernor R. & Fahlbusch V. 1990. — European Neogene marine/continental chronologic correlation: 15-46, *in* Lindsay E. *et al.* (eds), *European Neogene mammal chronology*, Plenum Press, New York.

Unger F. 1850. — *Genera et species plantarum fossilium*, W. Braumüller, Wien, 627 p.

— 1852. — Iconographia plantarum fossilium. *Denkschriften Kaiserliche Akademie Wissenschaft Mathematik-Naturwissenschaft*, Wien 4: 73-118.

Soumis pour publication le 14 janvier 1997 ;
accepté le 17 avril 1997.

Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long, Thaïlande : systématique, biostratigraphie et paléoenvironnement

Pierre MEIN
Département des Sciences de la Terre et URA 11 CNRS, Université Lyon I,
27-42 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne (France)

Léonard GINSBURG
Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Mein P. & Ginsburg L. 1997. — Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long,Thaïlande : systématique, biostratigraphie et paléoenvironnement. *Geodiversitas* 19 (4) : 783-844.

RÉSUMÉ

La faune de Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande) comprend trente-trois espèces de mammifères placentaires : cinq Insectivores (*Thaiagymnura equilateralis* n.g. n.sp., *Hylomys engesseri* n.sp., *Neotetracus butleri* n.sp., Erinaceidae indet. cf. *Mioechinus*, *Scapanulus lampounensis* n.sp.), neuf chiroprères (? *Taphozous* sp., *Megaderma* sp., *Rhinolophus yongyuthsi* n.sp., *Hipposideros* (*Brachipposideros*) *khengkao* n.sp., *Hipposideros felix* n.sp., Rhinolophoidea indet., *Ia lanna* n.sp., *Rhizomops mengraii* n.sp., Vespertilionidea indet.), un Scandentia (*Tupaia miocenica* n.sp.), deux primates (? *Nycticebus linglom* n.sp. et *Tarsius thailandica)*, huit rongeurs (*Ratufa maelongensis*, ? *Atlantoxerus* sp., *Diatomys liensis*, *Democricetodon kaonou* n.sp., *Spanocricetodon janvieri* n.sp., *Prokanisamys benjavuni*, *Potwarmus thailandicus*, *Neocometes orientalis*), deux carnivores, un proboscidien, un périssodactyle et quatre artiodactyles (*Conohyus sindiensis*, *Siamotragulus haripounchai* n.sp., *Stephacemas rucha* et ? *Homoiodorcas* sp.). Le genre *Diatomys* ne montre aucune adaptation au saut et constitue le type d'une nouvelle famille, les Diatomyidae nov. Le genre *Fallomus* appartient peut-être à cette famille. Il constitue en tout cas une forme ancestrale très possible au genre *Diatomys*. L'âge de cette faune est discuté ; il est à placer à la base de la MN4, vers - 18 Ma. L'environnement du gisement de Li Mae Long est analysé. Il s'agit d'une forêt tropicale au bord d'une étendue d'eau très peu profonde.

MOTS CLÉS
mammifères,
Miocène,
Asie,
systématique,
biostratigraphie,
paléoenvironnement.

ABSTRACT
The fauna of Li Mae Long (Lamphun district, Thailand) includes thirty-three Placental Mammals, with five Insectivora (*Thaiagymnura equilateralis* n.g. n.sp., *Hylomys eugesseri* n.sp., *Neotetracus butleri* n.sp., Erinaceidae indet. cf. *Mioechinus*, *Scapanulus lampounensis* n.sp.), nine Bats (? *Taphozous* sp., *Megaderma* sp., *Rhinolophus yongyuthi* n.sp., *Hipposideros* (*Brachipposideros*) *khengkao* n.sp., *Hipposideros felix* n.sp., Rhinolophoidea indet., *Ia lanna* n.sp., *Rhizomops mengraii* n.sp., Vespertilionidea indet.), one Scandentia (*Tupaia miocenica* n.sp.), two Primates (? *Nycticebus linglom* n.sp. and *Tarsius thailandica*), eight Rodents (*Ratufa maelongensis*, ? *Atlantoxerus* sp., *Diatomys liensis*, *Democricetodon kaonou* n.sp., *Spanocricetodon janvieri* n.sp., *Prokanisamys benjavuni*, *Potwarmus thailandicus*, *Neocometes orientalis*), two Carnivores, one Proboscidean, one Perissodactyl and four Artiodactyls (*Conohyus sindiensis*, *Siamotragulus haripounchai* n.sp., *Stephanocemas rucha* and ? *Homoiodorcas* sp.). The genus *Diatomys* does not show any adaptation for jumping. It is definitively not a Pedetid and constitutes the type of a new family, the Diatomyidae nov. The genus *Fallomus* belongs perhaps to this family. Nevertheless it presents a good plausible ancestor for *Diatomys*. The age is the beginning of MN4. The environment of Li Mae Long is discussed. It was a tropical forest near a very shallow lake.

KEY WORDS
Mammals,
Miocene,
Asia,
systematics,
biostratigraphy,
paleoenvironment.

INTRODUCTION

Le premier paléontologue français à travailler en Thaïlande fut P. Janvier qui, dès 1976, y rechercha des poissons paléozoïques. Si ses espérances ne furent pas comblées de ce côté, il fut rapidement conscient de la richesse de ce pays en restes d'autres groupes de vertébrés fossiles et organisa, en 1980, une tournée de prospection dans le nord, avec quelques collègues français et thaïlandais et l'aide du *Department of Mineral Resources* de Thaïlande (DMR). L. Ginsburg participa à cette expédition, avec charge d'étudier les éventuels mammifères découverts au cours de cette mission et de celles à venir. En 1982, Y. Ukkakimapan, géologue au DMR, prospectant dans le sud de la province de Lamphun, découvrit à Li Mae Long quelques restes de vertébrés dont un bois de cervidé assez complet pour être déterminé (Ginsburg & Ukkakimapan 1983). La visite du gisement amena la découverte d'une incisive de rongeur (*cf.* Ginsburg *et al.* 1991). Cette découverte incita Ginsburg à récolter quelques kilogrammes de sédiments qui furent confiés à P. Mein. Jaeger, par ailleurs, décrivit facilement quelques restes du rongeur le plus abondant du gisement et établit pour ce dernier une nouvelle espèce, qu'il nomma *Antemus thailandicus* (Jaeger *et al.* 1985). Par ailleurs, la richesse en micromammifères du sédiment étudié à Lyon fut le prétexte d'une autre expédition. En novembre et décembre 1984, B. Ratanasthien, P. Mein et L. Ginsburg exploitèrent le gisement. P. Mein distingua deux niveaux à rongeurs, séparés par environ 1 m. Le niveau supérieur fut à peine exploité. Il renfermait principalement des restes d'oiseaux (Cheneval *et al.* 1984, 1991). Les années suivantes, L. Ginsburg retourna seul à Li, d'où il préleva, en cinq campagnes d'un mois et demi chacune, environ seize tonnes d'argiles du niveau inférieur, qui furent lavées dans les locaux du DMR au campus universitaire de Chiangmai et triées à Lyon. Quelques notes préliminaires ont été publiées (Mein & Ginsburg 1985 ; Ginsburg & Mein 1987 ; Ginsburg 1988 ; Mein *et al.* 1990 ; Ginsburg *et al.* 1991). Nous donnons ici les résultats complets de nos recherches. L'abréviation T Li qui précède les numéros de collection signifie Thaïlande Li ; les micromammifères sont en dépôt temporaire à l'université

Claude Bernard, Lyon I ; les macromammifères sont en dépôt temporaire au laboratoire de Paléontologie du MNHN.

Classe MAMMALIA Linné, 1758
Infraclasse METATHERIA Huxley, 1880
Ordre MARSUPIALIA Illiger, 1811
Famille DIDELPHIDAE Gray, 1821
Genre *Siamoperadectes*
Ducrocq, Buffetaut, Buffetaut-Tong, Jaeger, Jongkanjanasoonthorn *et* Sutteethorn, 1992

ESPÈCE-TYPE. — *Siamoperadectes minutus* Ducrocq *et al.*, 1992.

Siamoperadectes minutus Ducrocq *et al.*, 1992
(Fig. 1)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1 g (T Li 99) = 1,50 × 1,78 (Fig. 1).
Fragment lingual de molaire supérieure.

DESCRIPTION
La M1 complète est une dent typique de Marsupial. Elle montre la dilambdodontie marsupiale caractérisée par un paracône et un métacône en position relativement centrale dans la dent. Le métacône est un peu plus haut que le paracône. Les styles labiaux sont nuls ou indistincts ; à la limite on devine l'emplacement des trois cuspides stylaires (antérieure, médiane et postérieure), mais elles ne sont pratiquement pas renflées. Il n'y a pas non plus de conules (paraconule et métaconule) individualisés. Nous interprétons cette dent comme une M1 en raison de sa relative grande longueur par rapport à sa largeur, et de ses bords antérieur et postérieur dissymétriques, le métastyle étant plus pointu que le parastyle.
Contrairement à la dent-type de l'espèce, une M3 (Ducrocq *et al.* 1992), notre M1 est dépourvue de cingulum distal. Les dimensions sont compatibles avec l'espèce déjà décrite.

DISCUSSION
Cet animal ressemble effectivement à un Didelphidae et, comme l'ont noté Ducrocq *et al.* (*op. cit.*), se distingue des formes déjà connues par la faiblesse des styles vestibulaires. Le fait que le métacône soit plus haut que le paracône et que la centrocrista ne soit pas rectiligne tend à souligner que *Siamoperadectes* est bien à rattacher à la famille des Didelphidae et non au groupe archaïque des Pediomyidae.
On peut rappeler qu'avant cette découverte, les marsupiaux n'étaient connus au Cénozoïque en Asie que par une dent provenant de l'Oligocène de Zaissan au Kazakstan (Gabunia *et al.* 1985, 1990) et nommée *Asiadidelphis zaissanensis*.

Infraclasse EUTHERIA Gill, 1872
Ordre INSECTIVORA Bodwich, 1821
Famille ERINACEIDAE Bonaparte, 1828
Sous-famille ECHINOSORICINAE Cabrera, 1925
Genre *Thaiagymnura* n.g.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce-type, *Thaiagymnura equilateralis* n.sp.

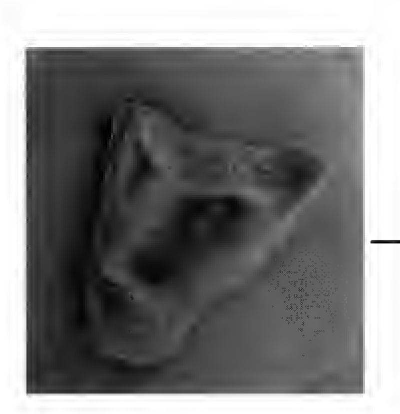
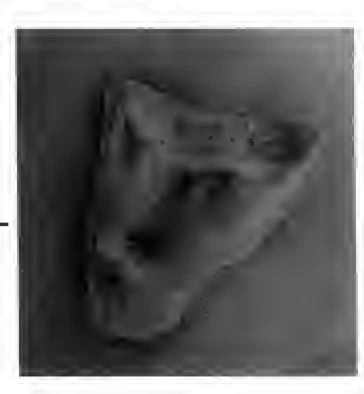



FIG. 1. — *Siamoperadectes minutus* : M1 gauche (T Li 99), face occlusale (en stéréo).

Thaiagymnura equilateralis n.sp. (Fig. 2)

TYPE. — M3 (T Li 104).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — En raison du profil occlusal bien tectangulaite des deux ptemières molaires supérieures.

MATÉRIEL. — Mesures en millimèttes :
C1 d (T Li 100) L × l × h = 1,74 × 0,84 × 1,81 (Fig. 2A).
M1 d (T Li 101) = 2,56 × 2,96.
M1 d (T Li 102) = 2,80 × 3,06 (Fig. 2B).
M2 g (T Li 103) = 1,99 × 2,60 (Fig. 2C).
M3 g (T Li 104, holotype) = 1,65 × 1,92 (Fig. 2D).
m2 g (T Li 105) = 2,59 × 1,73 (Fig. 2E).

DIAGNOSE. — M3 de gtande taille, en forme de triangle équilatéral, et totalement dépoutvue d'hypocône. Sur les molaires supérieures M1 et M2, le métaconule est incotporé dans la postptotocônecrista et l'hypocône est relié à cette postprotocônecrista à un niveau relativement lingual ; une ébauche de posthypocônecrista rejoint le cingulum basal. Molaires inférieures à cingulum postétieur réduit ne dépassant pas le milieu de la dent et n'atteignant pas l'hypolophide.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — La M3 se distingue de celles de *Galerix* et de *Schizogalerix*, en forme de triangle beaucoup plus resserté ; de celles d'*Hylomys suillus* et de *Neotetracus* dotées d'un hypocône confluant avec le métacône ; enfin, de celle de *Lanthanotherium* à l'hypocône bien individualisé et bien séparé du métacône. Elle se distingue également d'*Echinosorex* chez qui on observe une multiplication du nombre des cuspides distales et qui est beaucoup plus grand.

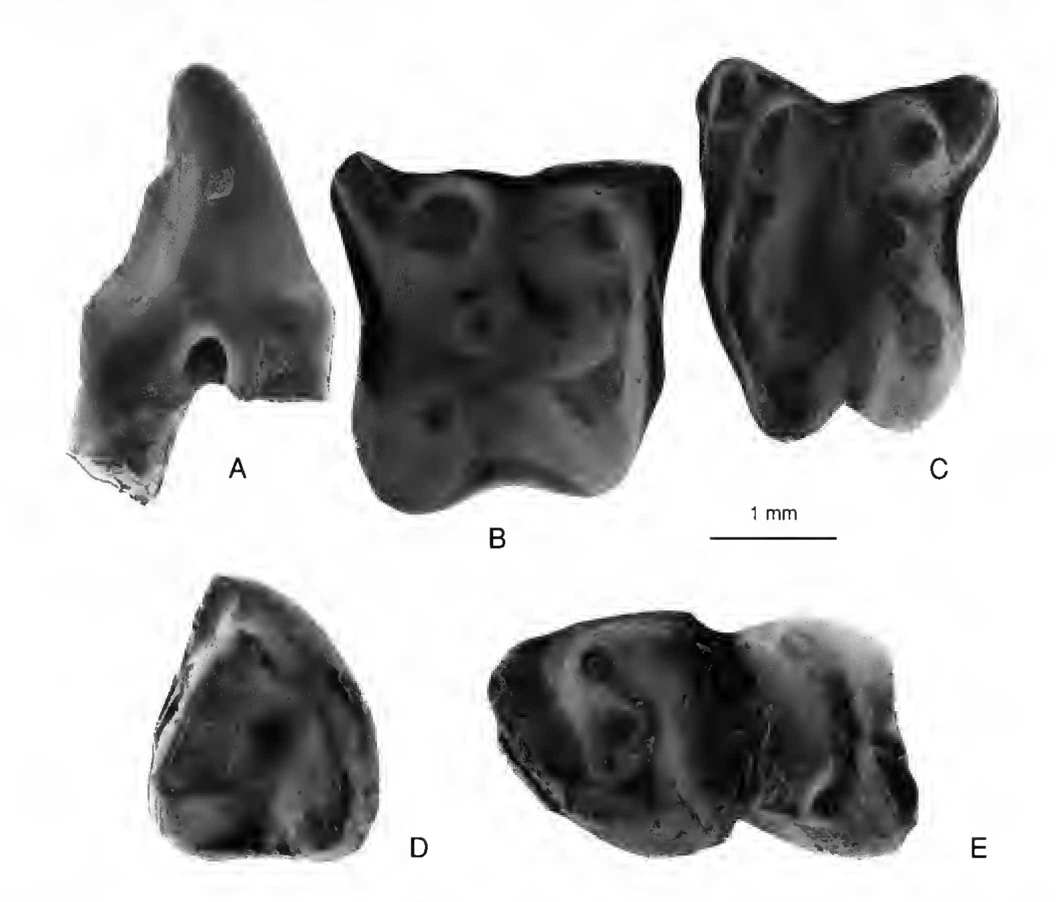


FIG. 2. — *Thaiagymnura equilateralis* n.sp. : **A**, C1 droite (T Li 100), face linguale ; **B**, M1 droite (T Li 102) ; **C**, M2 gauche (T Li 103) ; **D**, M3 gauche (T Li 104, holotype) ; **E**, m2 gauche (T Li 105). Sauf indication contraire, toutes les figures sont en vue occlusale.

DESCRIPTION

La canine supérieure est biradiculée, simple, sans cuspide accessoire, étroite, relativement haute. Ses racines semblent être implantées verticalement.

La M1 montre un contour occlusal presque rectangulaire, où le diamètre vestibulo-lingual n'excède que de peu le diamètre mésio-distal. Cependant, le contour de la dent est légèrement trapézoïdal car la face vestibulaire est légèrement plus longue que la face linguale. Le métastyle est court, légèrement saillant. Le paracône et le métacône sont de même hauteur et séparés l'un de l'autre par une vallée relativement profonde où court une centrocrista faible et rectiligne. La région parastylaire n'est pas soulevée en cuspides. L'hypocône est plus bas et moins volumineux que le protocône. Une posthypocônecrista distale très faible rejoint le cingulum distal. Le cingulum vestibulaire et le cingulum mésial sont larges et continus. Il existe enfin un petit cingulum lingual entre le protocône et l'hypocône.

La M2, de contour plus rectangulaire que la M1, montre des faces vestibulaire, distale et linguale concaves. Elle diffère de la M1 par la présence d'un parastyle soulevé et par l'individualisation d'un renflement paraconulaire. Le métaconule est, comme sur la dent précédente, pyramidal et relié à la fois au protocône et au paracône. Le bord distal de la dent est plus court que son bord proximal. Contrairement à la M1, l'hypocône n'émet pas de posthypocônecrista. Par contre, l'hypocône rejoint le métalophe (= postprotocônecrista) presque au niveau du métaconule. Le cingulum mésial et le cingulum distal sont présents mais très effacés. En revanche il n'y a pas de cingulum vestibulaire.

La M3 a la forme d'un triangle équilatéral. Elle comprend les trois cuspides classiques ainsi qu'un petit parastyle et un cingulum mésial. Un petit cingulum descend du métacône sur la face distolinguale. Contrairement aux autres M3 d'Echinosoricinae du même gisement, cette dent est dépourvue d'hypocône.

Les molaires supérieures ont toutes trois racines. La racine linguale n'est pas divisée, mais présente néanmoins un sillon médian sur sa face linguale, sillon qui annonce une subdivision prochaine en deux racines.

La m2 a la structure banale d'un Echinosoricinae. Le paraconide est presque transverse, le trigonide très étroit, le cingulum vestibulaire très faible, tandis que le cingulum postérieur est court et s'arrête au milieu de la face distale de la dent sans atteindre l'hypolophide.

DISCUSSION

Le genre le plus proche de notre nouveau genre *Thaiagymnura* paraît être *Hylomys*, dont il se sépare principalement par : (1) la non-bifurcation de la racine linguale des molaires supérieures ; (2) le parastyle non saillant, à peine ébauché, de M1 ; (3) le non-creusement d'une fosse distale à l'arrière du métalophe ; (4) l'absence d'hypocône sur M3.

Ajoutons que les dents rapportées à *Thaiagymnura equilateralis* sont toutes d'une taille nettement supérieure à toutes les autres dents d'Echinosoricinae du gisement de Li.

Genre *Hylomys* Muller, 1839

ESPÈCE-TYPE. — *Hylomys suillus* Muller, 1839.

Hylomys engesseri n.sp.
(Figs 3, 4)

TYPE. — M3 droite (T Li 113).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur du grand paléontologue bâlois Burkart Engesser qui a beaucoup travaillé sur les Echinosoricinae et qui nous a toujours enchanté par l'abondance et la splendeur de son iconographie.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C1 d (T Li 106) = > 1,16 × 0,57 × 1,06.
C1 g (T Li 106) = 1,45 × 0,56 × 1,20 (Fig. 3A).
P1 g (T Li 107) = 0,79 × 0,52 (Fig. 3B).
P2 d (T Li 108) = 1,10 × 0,74 (Fig. 3C).
P2 g (T Li 108) = 1,10 × 0,67
P3 g (T Li 109) = 1,11 × 0,80 (Fig. 3D).
3 P4 d (T Li 110) incomplètes (parties linguales), longueurs linguales : 1,28, 1,34, 1,51.
4 P4 g (T Li 110) incomplètes (parties linguales), longueurs linguales : 1,28, 1,29 (Fig. 3H), 1,34, 1,39.
M1 d (T Li 111) = 2,30 × 2,67.

M1 d (T Li 111) = 2,37 × 2,47 (Fig. 3G).
M1 d (T Li 111) = 2,49 × 2,54.
M1 g (T Li 111) = 2,32 × 2,60.
M2 d (T Li 112) = 2,02 × 2,36 (Fig. 3F).
M2 g (T Li 112) = 2,01 × 2,40.
M2 g (T Li 112) = 1,94 × 2,26.
M2 g (T Li 112) = 2,03 × 2,05.
M3 d (T Li 113, holotype) = 1,26 × 1,61 (Fig. 3E).
M3 g (T Li 114) = 1,36 × 1,70.
M3 g (T Li 114) = 1,43 × 1,80.
M3 g (T Li 114) = 1,50 × 1,54.
p2 g (T Li 115) = 1,55 × 0,72 (Fig. 3I).
p3 d (T Li 116) = 1,53 × 0,91 (Fig. 3J).
p4 d (T Li 117) (à hypoconide brisé) = 1,75 × 0,98 (Fig. 3K).
p4 d (T Li 117) = ? × 0,91.
p4 g (T Li 117) = ? × 0,94.
p4 g (T Li 117) = ? × 0,97.
m1 d (T Li 118) = 2,64 × 1,47 (Fig. 4A).
m2 d (T Li 119) = 2,17 × 1,43.
m2 d (T Li 119) = 2,31 × 1,47 (Fig. 4B).
m2 d (T Li 119) = 2,36 × 1,48.
m2 d (T Li 119) = 2,28 × ?.
m2 g (T Li 119) = 2,37 × 1,50.
m3 d (T Li 120) = 1,78 × 1,14.
m3 d (T Li 120) = 1,87 × 1,02.
m3 g (T Li 120) = 1,82 × 1,10 (Fig. 4C).
m3 g (T Li 120) = 1,87 × 1,05.
DP3 g (T Li 121) = 1,62 × 1,02.
DP3 g (T Li 121) = 1,71 × 0,87 (Fig. 4D,E).
DP3 g (T Li 121) = ? × 0,88.
dp3 d (T Li 122) = 1,19 × 0,58.
dp3 g (T Li 122) = 1,10 × 0,57.
dp3 g (T Li 122) = 1,22 × 0,53 (Fig. 4F).
dp4 g (T Li 123) = 1,73 × 0,85 (Fig. 4G).
dp4 g (T Li 123) = ? × 0,88.
fragment mandibulaire droit (T Li 124) avec sept alvéoles correspondant aux trois molaires : hauteur sous la m1 = 2,25 ; longueur alvéolaire m1-m3 = 6,35.

DIAGNOSE. — *Hylomys* plus petit que *Hylomys suillus*. Molaires supérieures et P4 n'ayant qu'une seule racine linguale ; P3 réduite mais ayant conservé trois racines. M3 en forme de triangle dont le plus petit côté corres-

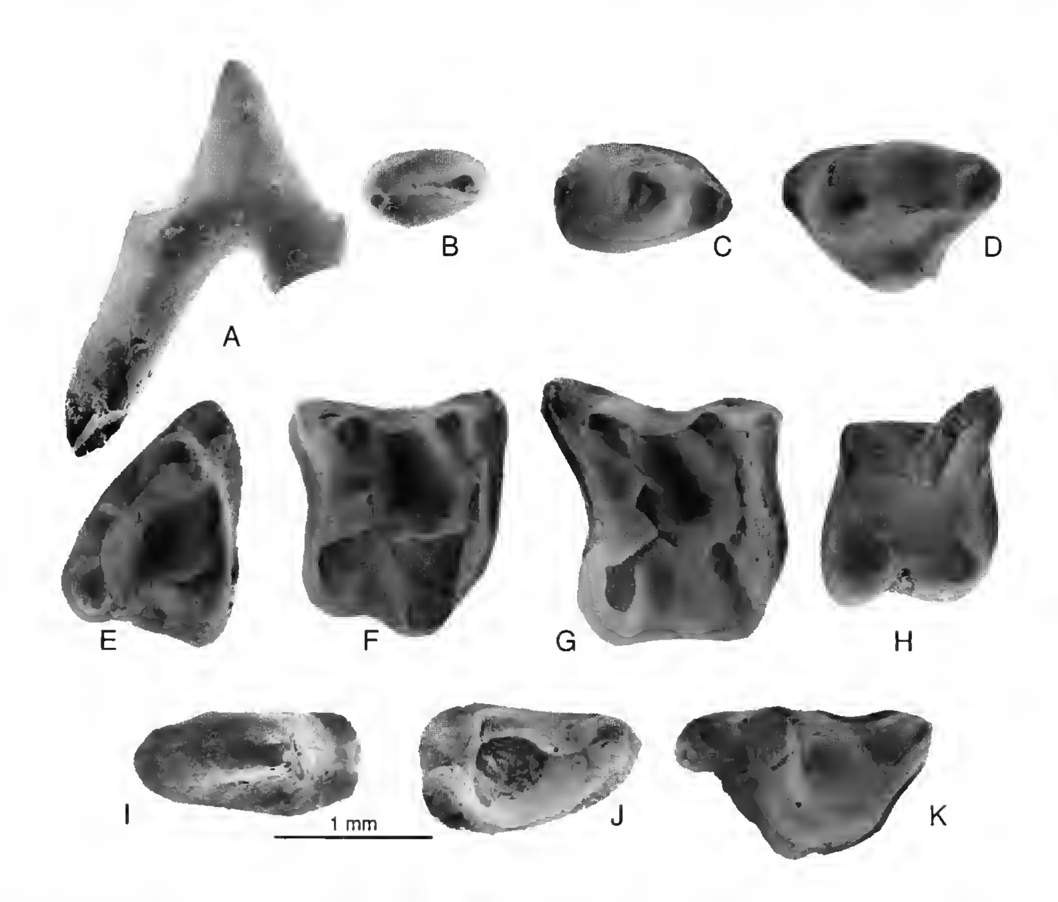


FIG. 3. — *Hylomys engesseri* n.sp. : **A**, C1 gauche (T Li 106), face linguale ; **B**, P1 gauche (T Li 107) ; **C**, P2 droite (T Li 108) ; **D**, P3 gauche (T Li 109) ; **E**, M3 droite (T Li 113, holotype) ; **F**, M2 droite (T Li 112) ; **G**, M1 droite (T Li 111) ; **H**, P4 gauche (T Li 110) ; **I**, p2 gauche (T Li 115) ; **J**, p3 droite (T Li 116) ; **K**, p4 droite (T Li 117).

pond à la face postéro-linguale. L'hypocône est séparé du métacône par une petite vallée. Les prémolaires inférieures sont biradiculées.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *Hylomys engesseri* se distingue aisément de *Lanthanotherium* par le fait que M1 et M2 ont un métaconule bien inséré sur la post-protocônecrista au lieu d'être isolé.

DESCRIPTION

La canine supérieure est simple, légèrement recourbée en arrière et biradiculée. La racine antérieure est verticale tandis que la racine postérieure est plus inclinée vers l'arrière. La pointe se trouve au milieu de la dent. Le flanc postérieur de la dent est plus abrupt que l'antérieur, entraînant un petit replat distal plus important que le replat mésial. Sur la face antérieure de la dent, une petite surface d'usure correspond à l'action de la dent antagoniste (la canine inférieure). Par contre, sur un spécimen, une petite facette d'usure à la base de la dent correspond à une surface de contact. Sur le plus petit des deux spécimens, un léger bombement, plus important sur une face (l'externe *a priori*) que sur l'autre, permet de déterminer une canine droite. L'autre spécimen, trop symétrique, ne permet pas la distinction.

La P1 est une dent simple, basse, et présente un léger soulèvement cingulaire à l'arrière ; elle est biradiculée.

La P2 droite est un peu plus grande, mais s'en distingue surtout par la présence supplémentaire d'un soulèvement cingulaire antérieur. La dent est légèrement élargie à l'arrière. Elle présente un petit cingulum sur la face linguale qui est marqué par deux facettes d'usure superposées. L'autre spécimen attribué à une P2 en diffère par une parfaite symétrie entre la face interne et la face externe. De même, les soulèvements cingulaires antérieur et postérieur sont parfaitement médians, si bien qu'il ne nous a pas été possible de savoir s'il s'agissait d'une dent droite ou d'une dent gauche. À la limite, il est possible que ce spécimen soit une DP2.

Une petite dent triangulaire munie de trois racines semble bien être une P3. La couronne se termine en avant par un petit cingulum antérieur décomposé en une partie linguale et une partie labiale. La dent possède, en arrière de la pointe principale et réunie à elle par une crête coupante, une petite cuspide accessoire postérieure se prolongeant du côté postéro-lingual par une crête cingulaire.

Aucune P4 entière ne nous est parvenue. Cependant quinze portions linguales, dont sept ont pu être mesurées, montrent un hypocône et un protocône et doivent appartenir à des P4. Le protocône est plus gros et légèrement plus lingual que l'hypocône. On observe un cingulum distal en arrière de l'hypocône. Le protocône et l'hypocône peuvent être réunis par une petite crête basse et rectiligne. Un petit cingulum mésial relie aussi la base du protocône au paracône.

La M1 est représentée par sept spécimens plus ou moins complets, dont quatre ont pu être mesurés. Une certaine variabilité existe entre ces dents. Toutes présentent, à la différence de *Thaiagymnura equilateralis*, un petit parastyle bien saillant et un métaconule toujours réuni au protocône et au métacône par une petite crête ; en revanche, ce métaconule est presque conique sur trois spécimens et plutôt pyramidal sur trois autres ; quatre spécimens ont un paraconule tandis que trois n'en ont même pas trace. Le protocône est très haut et en position bien antérieure. La crête antérieure de l'hypocône rejoint toujours le métalophe (= post-protocônecrista). Un spécimen montre une post-hypocônecrista très fine ; les autres en sont totalement dépourvus. Le bord vestibulaire est légèrement concave et un peu plus long que le bord lingual. Les formations cingulaires sont toutes présentes, mais courtes et très faibles. Le métastyle est bien saillant et relativement long.

La M2 est représentée par cinq spécimens dont quatre mesurables. La face vestibulaire est concave, le parastyle légèrement saillant tandis que le métastyle est court et très recourbé. La préprotocônecrista peut s'élargir en véritable paraconule. Le métaconule est toujours net, plutôt conique et situé sur la postprotocônecrista. L'hypocône est plus bas que le protocône et rejoint la postprotocônecrista. Une dent montre une ébauche post-hypocônecrista.

La M3 est bien triangulaire avec un protocône très pincé. Il y a un parastyle saillant, prolongé par un cingulum mésial, et rattaché d'autre part à la base du paracône. Une profonde vallée sépare le paracône du métacône. Le paracône est bien

plus haut que le métacône. En arrière du métacône et en position plus linguale se trouve une cuspide supplémentaire que Storch & Qiu Zhuding (1991) interprètent comme un hypocône. Cette cuspide a une hauteur égale ou légèrement supérieure à celle du métacône. La préprotocônecrista est haute et aboutit sur la base du protocône tandis que la postprotocônectista est basse et aboutit sur la cuspide supplémentaire. Bien que voisins, le métacône et l'hypocône sont séparés par une vallée comme chez *Lanthanotherium* et contrairement à l'*Hylomys suillus* actuel et à *Neotetracus*, chez qui ces cuspides sont coalescentes.

Toutes nos molaires supérieures ont trois racines, la racine linguale n'étant jamais dédoublée.

La p2 est une dent biradiculée, étroite et allongée, montrant en avant de la pointe principale un paraconide vestigial et un cingulum distal à peine indiqué.

La p3 est biradiculée, bâtie comme la précédente, mais le paraconide est plus important et plus long. De la pointe principale descend vers l'arrière et lingualement une petite crête et il y a un cingulum distal renflé dans sa partie médiane.

La p4, biradiculée comme la p3, présente une pointe pyramidale, élevée et placée au milieu de la dent. Une crête en descend vers l'avant et se soulève en un paraconide pointu et bas, plus long que sut p3. Du côté lingual une crête descendante marque à mi-hauteur un replat qui semble remplacer le métaconide. Cette crête continue ensuite sa descente presque à la verticale et se termine vers l'arrière de la dent sur le bord lingual. La partie distale de la dent est légèrement soulevée en une crête cingulaire. Cette crête cingulaire est élevée dans sa partie médiane et se rattache à la base du protoconide.

La m1 est une dent allongée, au paraconide petit, peu oblique et peu recourbé. Comme sur les autres molaires inférieures, le métaconide est antérieur au protoconide. Le talonide est plus long que le trigonide et la crista obliqua est en position très labiale. Le paraconide est la plus

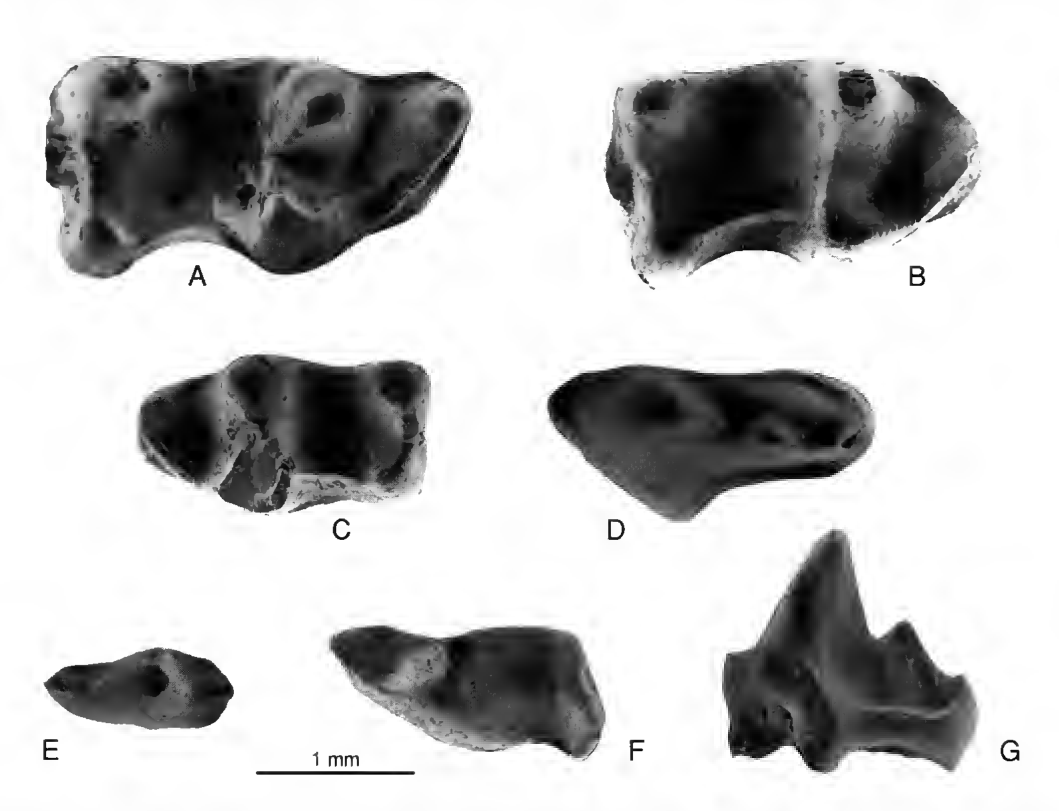


FIG. 4. — *Hylomys engesseri* n.sp. : **A**, m1 droite (T Li 118) ; **B**, m2 droite (T Li 119) ; **C**, m3 gauche (T Li 120) ; **D**, **E**, DP3 gauche (T Li 121), faces occlusale et linguale, respectivement ; **F**, dp3 gauche (T Li 122) ; **G**, dp4 gauche (T Li 123).

basse des trois cuspides antérieures, tandis que le métaconide est la plus haute. La face labiale est occupée par un cingulum continu mais peu épais. Le cingulum postérieur est court dans la partie moyenne de la dent, et bas. Il ne rejoint pas l'hypolophide (contrairement à *Neotetracus* chez qui ce cingulum rejoint l'hypolophide).

La m2 se différencie de la m1 par la forme du paraconide qui est plus bas et plus transversal, et elle ne s'élargit pas au niveau du talonide qui est plus étroit que le trigonide. Le métaconide est légèrement plus en avant que le protoconide. Il y a toujours un cingulum continu sur la face labiale. La longueur du talonide est nettement plus grande que celle du trigonide. L'entoconide est plus haut que l'hypoconide et le cingulum postérieur est toujours limité à la région moyenne de la dent et n'atteint pas l'hypolophide. Cependant, il semble l'avoir atteint sur les dents à forte usure.

Sur m3 le paraconide est très bas, très arqué, le métaconide est au même niveau que le protoconide, mais reste plus haut. Le talonide est long, étroit, et même plus étroit que le trigonide. Il n'y a pas de cingulum postérieur et l'hypoconide est situé à l'angle vestibulo-distal de la dent et est donc légèrement saillant. La distance entre l'hypoconide et l'entoconide est un peu plus grande que la largeur de l'avant du talonide.

Dents lactéales supérieures

Trois dents, également munies de trois racines et beaucoup plus allongées que les P3, ont été interprétées comme des DP3. Elles présentent, en arrière de la pointe principale (paracône) haute, une pointe secondaire (métacône), et encore plus en arrière une petite pointe cingulaire postérieure basse (métastyle). Ces trois pointes sont réunies par une crête coupante. L'avant montre un parastyle minuscule. Un petit bombement lingual correspond à un protocône sur un spécimen alors que sur les deux autres il n'y a à cet emplacement qu'un léger cingulum. N'ayant jamais eu à notre disposition de dents latérales supérieures d'Echinosoricinae, c'est la comparaison avec le riche matériel de DP3 de *Galerix* du gisement de la Grive-Saint-Alban qui nous a permis cette détermination. La dent correspondante de *Galerix* est simplement un peu plus large proportionnellement mais montre les mêmes éléments, particulièrement l'étonnante pointe accessoire postérolabiale (métacône), ainsi qu'un petit bombement lingual (protocône). La DP3 du genre voisin *Deinogalerix* a été figurée par Butler (1980, fig. 1a).

Dents lactéales inférieures

La dp2 est une petite dent biradiculée, simple, dépourvue de crête métaconidienne et de crête cingulaire distale. Seul un petit renflement l'indique au milieu de la dent.

La dp3 est biradiculée comme dp2. Elle est légèrement plus grande et très étroite à l'avant. Le paraconide est rectiligne. L'arrière de la dent est un peu élargi et occupé par un cingulum bas et légèrement renflé en son milieu. La pointe principale se trouve légèrement décalée dans la partie antérieure de la dent. Comme sur la p2, il n'y a pas trace de crête métaconidienne.

La dp4 a une structure comparable à celle de p4, mais en plus gracile et au contour occlusal plus sigmoïde, l'extrémité du paraconide étant légèrement oblique lingualement. Le renflement du métaconide est plus fort et plus net que sur la p4. La crête descendant de la pointe du protoconide se termine par un replat indiquant le métaconide comme sur p4, mais à l'inverse de cette dernière, elle ne se prolonge pas plus bas. Enfin le cingulum distal est plus bas.

Discussion

Cette espèce peut raisonnablement figurer dans l'ascendance d'*Hylomys suillus*, seule espèce actuelle connue du genre et déjà présente dans le Miocène supérieur de Lufeng (Storch & Qiu Zhuding 1991). Elle s'en distingue en effet par des caractères qui tous semblent plésiomorphes. La tendance chez les Echinosoricinae est dans la réduction des prémolaires et l'augmentation du volume des molaires. Or, on constate, sur la forme actuelle par rapport à celle de Li, la simplification des racines des prémolaires et, au contraire, le dédoublement de la racine linguale des molaires supérieures, l'isolement du métaconule qui n'est jamais isolé ni indépendant chez aucune forme oligocène et le développement de la posthypocônecrista qui rejoint le cingulum basal. Ce caractère appartient seulement au

Miocène moyen chez *Lanthanotherium*, au Miocène supérieur chez *Galerix* et est actuellement la règle chez *Hylomys*, *Neotetracus* et *Neohylomys*.

Genre *Neotetracus* Trouessart, 1909

ESPÈCE-TYPE. — *Neotetracus sinensis* Trouessart, 1909.

Neotetracus butleri n.sp.
(Fig. 5)

TYPE. — M2 droite (T Li 126).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

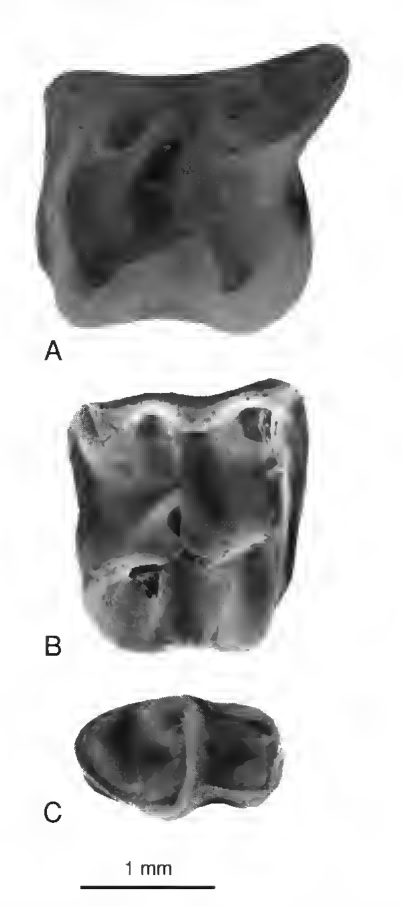


FIG. 5. — *Neotetracus butleri* : **A**, M1 gauche (T Li 125) ; **B**, M2 droite (T Li 126, holotype) ; **C**, m3 gauche (T Li 128).

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur de Percy M. Butler dont, depuis plus d'un demi-siècle, les travaux sur les insectivores font autorité.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1 g (T Li 125) = 2,23 × 2,40 (Fig. 5A).
M2 d (T Li 126, holotype) = 1,86 × 2,15 (Fig. 5B).
M2 g (T Li 127) (moitié post.) = ? × 2,15.
m3 g (T Li 128) = 1,70 × 1,02 (Fig. 5C).

DIAGNOSE. — M2 à métaconule bien relié au protocône et au métacône par une crête continue et posthypocônecrista plus développée que chez les deux autres Echinosoricinae de Li. M1 à contour moins oblique que sur l'espèce-type et à espace entre le métaconule et le bord distal plus réduit et non creusé en cuvette. Cingulum labial plus faible sur M2 et surtout sur M1 que chez la forme actuelle.

DESCRIPTION

La M1 a un contour rectangulaire, un parastyle net mais non saillant, un métastyle saillant et pas de paraconule. Le métaconule est conique, se trouve sur le métalophe (= posthypocônecrista) et rejoint le métacône. La préhypocônecrista rejoint aussi le métalophe, mais en arrière du métaconule. La posthypocônecrista rejoint le cingulum distal. Par rapport à la M1 de *Hylomys*, notre M1 se distingue par des vallées moins larges, un métastyle plus long et une région parastylaire plus en relief.

La M2 montre un contour subrectangulaire avec un bord lingual à peine plus rétréci que le bord labial. Il y a un paraconule faible. Le métalophe est pratiquement parallèle au paralophe, la cuvette centrale est étroite et la posthypocônecrista est bien développée et rejoint le cingulum distal. Enfin les formations cingulaires sont bien développées sur les faces antérieure, labiale et distale.

La m3 a un paraconide très arqué qui se referme presque sur la base du métaconide. Le talonide est court, dépourvu de cingulum distal et les deux tubercules (hypoconide et entoconide) relativement voisins (à l'encontre des genres précédents) donnent au talonide un contour occlusal assez arrondi.

DISCUSSION

Ces dents, homogènes par la taille, sont morphologiquement identiques à celles de *Neotetracus sinensis*. On soulignera en particulier la postprotocônecrista des molaires supérieures conti-

nue, et celle, courte et resserrée, du talonide de la m3. C'est donc bien au genre *Neotetracus* que l'on doit attribuer notre petite forme de Li.

On remarquera enfin que chez *Tetracus* les molaires sont plus rectangulaires, le paraconule plus fort, le métaconule plus gros et plus triangulaire tandis que les molaires inférieures n'ont pas de cingulum. Il semble donc que les genres *Tetracus* et *Neotetracus* ne sont pas apparentés. Cette opinion ne suit pas la révision récente de Frost *et al.* (1991) qui ne considèrent qu'un seul genre valide, *Hylomys*, pour les petits Echinosoricinae.

Sous-famille ERINACEINAE Gill, 1872
Erinaceinae indet. cf. *Mioechinus* Butler, 1948
(Fig. 6)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P3 d (T Li 129), moitié labiale, L vestibulaire = 2,50, L anatomique reconstituée = 2,25 (Fig. 6A).
c1 g (T Li 130) = 2,30 × 1,54 (Fig. 6B-D).
m1 g (T Li 131), fragment postérieur du trigonide, l de ce fragment = 2,46.

DESCRIPTION

P3 ; un seul fragment vestibulaire nous est parvenu. Ce fragment surprend par le parastyle extraordinairement saillant en avant. Un parastyle à même position antérieure n'est connu que chez la P3 de *Mioechinus sansaniensis* (*cf.* Mein 1958, fig. 16 où il le figure sous le nom d'Erinaceinae I) et sur le *Mioechinus tobieni* de Eskihisar (Engesser 1980, fig. 21) où ce parastyle est cependant plus épais et moins détaché du reste de la dent. En arrière, l'ensemble paracône-métacône-métastyle est particulièrement mince et gracile.

La canine inférieure est une dent uniradiculée dont la racine est oblique et située très en arrière de la dent, indiquant par là que la dent chevauchait la dernière incisive. La dent est basse, cou-

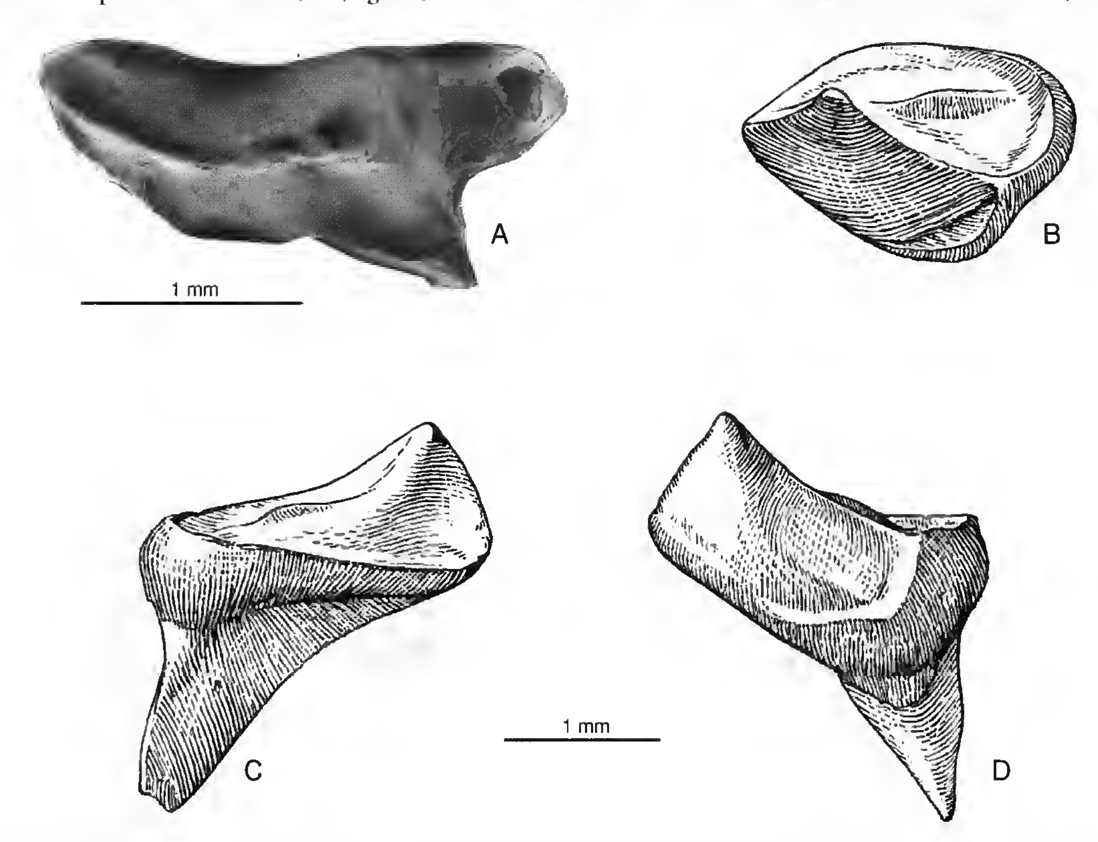


FIG. 6. — cf. *Mioechinus* sp. : **A**, P3 droite (T Li 129), moitié labiale ; **B**-**D**, c1 gauche (T Li 130), faces occlusale (**B**), linguale (**C**) et labio-distale (**D**).

chée vers l'avant. Sa seule pointe, aiguë, est située dans le tiers antérieur de la dent. De cette pointe descend une arête antérieure courte et une crête postérieure longue et légèrement arquée, qui se recourbe à l'extrémité distale en un cingulum lingual épais, mais donne aussi un cingulum labial moins accentué. De la pointe unique descend aussi l'ébauche d'une seconde crête, plus linguale que la précédente.
Le fragment de molaire inférieure est interprété comme appartenant à une m1 en vertu de la position de son métaconide, légèrement décalé en avant par rapport au protoconide ainsi que des bords lingual et labial de la dent qui, au niveau conservé de cette dent, sont rectilignes et parallèles. Sa taille correspond exactement à ce qu'on peut attendre de celle de la P3 et de la canine inférieure.

Famille TALPIDAE Gray, 1825
Genre *Scapanulus* Thomas, 1912

ESPÈCE-TYPE. — *Scapanulus oweni* Thomas, 1912.

Scapanulus lampounensis n.sp.
(Fig. 7)

TYPE. — M2 droite (T Li 133) = 2,15 × 2,44 mm.

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — De Lamphun, capitale de la province où se trouve Li.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P4 d (T Li 132) = 1,93 × 1,34 (Fig. 7A).
M2 d (T Li 133, holotype) = 2,15 × 2,44 (Fig. 7B).
m1 d (T Li 134) fragmentaire (reste seulement le trigonide), hauteur du protocônide = 2,37, dimensions du trigonide, sans les cingulums = 0,93 × 1,38, avec les cingulums = 1,02 × 1,50 (Fig. 7C).
m2 d (T Li 135) privée de ses cingulums = 1,56 × 1,03.

DIAGNOSE. — *Scapanulus* dont la M2 montre un protocône pincé et à position très antérieure. Les conules (paraconule et métaconule) sont beaucoup plus faibles que chez *Scapanulus oweni*.

DESCRIPTION
La P4 est une dent triangulaire, au protocône bas, réduit et à position antérieure. Elle est triradiculée et dépourvue de tout parastyle.
La M2 (type), triradiculée, montre un très fort parastyle, des crêtes vestibulaires bien pointues, un métacône légèrement plus haut que le paracône, un mésostyle long et dédoublé mais dont la crête médiane ne s'abaisse pas entre les deux mésostyles, une postmétacônecrista légèrement plus petite que la prémétacônecrista. Il existe aussi un petit mésostyle. Le protocône est fortement déplacé vers l'avant de la moitié antérieure de la dent. Toute la partie linguale de la dent est pincée, limitée à sa moitié antérieure. On note un vestige de métaconule à la base du métacône, à l'endroit où se termine la postprotocônecrista qui

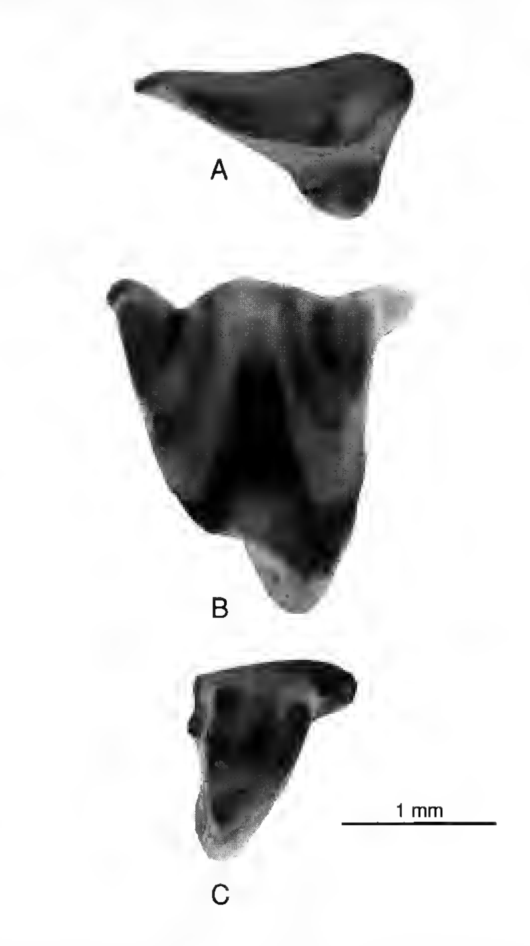


FIG. 7. — *Scapanulus lampounensis* n.sp. : **A**, P4 droite (T Li 132) ; **B**, M2 droite (T Li 133, holotype) ; **C**, m1 droite (T Li 134) incomplète.

ne se poursuit donc pas en un métacingulum. Du côté antérieur demeure un vestige encore plus réduit de paraconule à la base du paracône. Enfin, la dent est dépourvue de cingulum mésial et la postfosse (ou fosse centrale) est très creusée par rapport au paraflexus et au métaflexus.

La molaire inférieure incomplète est une dent haute, brisée juste en arrière du trigonide. Ce trigonide est très comprimé antéro-postérieurement, le paraconide est plus bas et plus étroit à sa base que le métaconide, tandis que le protoconide est nettement plus haut. Ce trigonide montre encore un cingulum mésial saillant, bas et limité à l'angle antéro-lingual de la dent. En arrière, sur la paroi distale du trigonide, plus exactement au flanc distal du métaconule, c'est-à-dire très lingualement, s'observe le départ d'une cristide oblique et basse qui est la préhypoconidecrista. De l'insertion très basse de cette crête on peut en conclure que la vallée linguale entre le métaconide et l'entoconide devait être beaucoup plus profonde que celle formée entre le paraconide et le métaconide.

La molaire inférieure droite complète est extrêmement arasée, ses cuspides sont brisées, ses cingulums ont disparu, ainsi que l'émail de sa face linguale. Elle offre cependant un contour caractéristique de m2 de Talpidae (trace d'un petit hypoconulide et crista obliqua diagonale). La largeur du talonide est équivalente à celle du trigonide. En raison de l'usure des cingulums, les dimensions réelles doivent être supérieures à celles mesurées. Elle pourrait ainsi s'accorder, malgré des dimensions peut-être un peu petites, à notre *Scapanulus* de Li.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Les trois premiers restes décrits ci-dessus appartiennent à une même petite forme de Talpidae, et même de Talpinae, en raison du protocône pincé et de l'absence de paraconule et de métaconule sur M2. En l'absence de toute formule dentaire connue, reste la possibilité d'appartenir à deux groupes de Talpinae : les Urotrichini ou les Scalopini.

À l'intérieur de la tribu des Urotrichini, notre forme fossile de Thaïlande diffère d'*Urotrichus* qui possède un fort protoconule sur M2, de *Neurotrichus* et de *Qyania* qui ont un métacingulum rejoignant le métastyle, enfin de *Paratalpa* dont la crête séparant les deux mésostyles s'abaisse beaucoup plus et dont le protocône est très médian, et non antérieur comme sur la M2 de Li. Il ne s'agit donc pas d'un Urotrichini.

Chez les Scalopini, notre forme de Li diffère de *Proscapanus*, *Hugueneya*, *Yanshuella* et *Scapanus* par, entre autres caractères, l'absence du métacingulum à M2, et aussi de *Yunnanscaptor* doté d'un mésostyle simple, non dédoublé. *Scapanus* a aussi, comme *Yunnanscaptor* et à la différence de la forme de Li, un mésostyle non dédoublé et, comme *Yanshuella*, des conules forts, tandis que *Proscapanus* et *Hugueneya* ont un mésostyle bien divisé, mais dont les deux bords sont très resserrés entre eux. Nous rapporterons finalement notre forme de Li au genre *Scapanulus* qui partage avec elle un mésostyle dédoublé aux bords largement séparés et l'absence de métacingulum sur M2, un protocône réduit et l'absence de parastyle sur P4, un trigonide très comprimé antéro-postérieurement et des cingulums très réduits aux molaires inférieures. Notre forme diffère de l'espèce-type, *Scapanulus oweni*, qui vit actuellement en Chine, par la position très antérieure du protocône de M2 et la faiblesse des conules sur la même dent.

Une deuxième espèce de *Scapanulus* fossile a déjà été décrite, *Scapanulus agrarius* Skoczen, 1980 du Pliocène de Pologne, mais uniquement sur des restes non dentaires et on ne peut donc pas la prendre en compte.

Ordre CHIROPTERA Blumenbach, 1779
Superfamille EMBALLONUROIDEA Weber, 1928
Famille EMBALLONURIDAE Dobson, 1875
Genre *Taphozous* E. Geoffroy, 1818

ESPÈCE-TYPE. — *Taphozous perforatus* Geoffroy, 1818.

? ***Taphozous*** sp.
(Fig. 8A)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
m2 g (T Li 136) = ? × 1,75 (largeur au talonide).

DIAGNOSE. — Ce fragment de molaire inférieure comprenant le talonide et la terminaison du trigonide appartient à un Chiroptère entomophage de forte

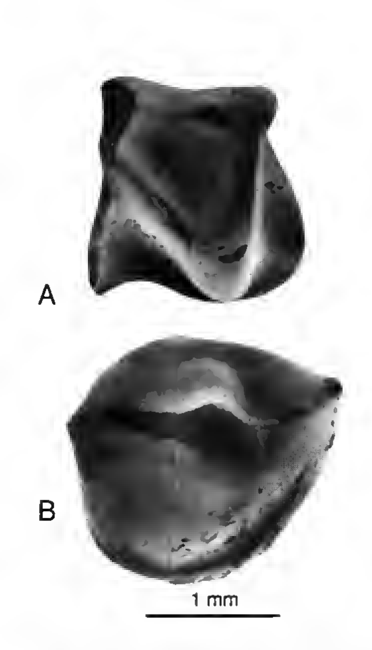


FIG. 8. — **A**, *Taphozous* sp. : m2 gauche (T Li 136), talonide. **B**, *Megaderma* sp. : p2 droite (T Li 137).

taille. Ce n'est pas une m1 à cause de l'orientation transversale de la protocristide, ni une m3 à cause du fort cingulum distal. La crête distale est transverse et l'hypoconulide est en partie confluent avec l'entoconide (structure semi-myotodonte) ; il ne peut donc s'agir d'un Megadermatidae chez qui la crête distale est oblique vers l'arrière et l'hypoconulide isolé de l'entoconide. La cristide oblique rejoint la protocristide dans la moitié linguale de la dent, moins lingualement que chez les Megadermatidae où elle aboutit sur le métaconide. La cuvette du talonide est peu creusée par rapport à la hauteur de la couronne.

Cette dent semble appartenir à un Emballonuridae de la taille de *Taphozous incognita* du Miocène du Kenya (Butler & Hopwood 1957). Elle en diffère par le très grand développement du cingulum distal, qui surpasse également celui des formes actuelles d'Asie *T. melanopogon* et *T. longimanus*.

Superfamille RHINOLOPHOIDEA Weber, 1928
Famille MEGADERMATIDAE Allen, 1864
Genre *Megaderma* Geoffroy, 1810

ESPÈCE-TYPE. — *Vespertilio spasma* Linné, 1758.

Megaderma sp.
(Fig. 8B)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
p2 d (T Li 137) = 1,89 × 1,65 (Fig. 8B).

DESCRIPTION ET DISCUSSION

Une belle p2 a été rapportée au genre *Megaderma*. Par rapport aux espèces actuelles, à *Megaderma lugdunensis* du Miocène de Vieux-Collonges et à *Megaderma* aff. *lugdunensis* de la Grive-Saint-Alban, elle paraît un peu moins haute et un peu plus large, étant un peu plus développée lingualement. De grosses p2 se rencontrent aussi chez de grands *Hipposideros* du groupe *armiger* qui s'en distinguent cependant par l'aspect resserré du bord labial, plus pincé à la taille.

Famille RHINOLOPHIDAE Bell, 1836
Genre *Rhinolophus* Lacépède, 1799

ESPÈCE-TYPE. —*Vespertilio ferrum equinum* Schreber, 1774.

Rhinolophus yongyuthi n.sp.
(Fig. 9)

TYPE. — m2 droite (T Li 143) = 1,72 × 11,8.

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur de Yongyuth Ukakimapan, géologue au Department of Mineral Resources (D.M.R.) de Bangkok, inventeur du gisement de Li Mae Long.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C g (T Li 138) = 1,50 × 1,24 (Fig. 9A, B).
P4 g (T Li 139) = 0,91 × ?.
c d (T Li 140) = 1,18 × 1,13 × 2,40 (Fig. 9D, E).
c d (T Li 140) = 1,02 × 1,05.
p4 d (T Li 141) = 1,13 × 0,96.
p4 d (T Li 141) = 1,20 × 1,08 (Fig. 9).
p4 g (T Li 141) = 1,13 × 0,93.
m1 d (T Li 142) = 1,75 × 1,21.
m2 d (T Li 143, holotype) = 1,72 × 1,18 (Fig. 9C).
m2 d (T Li 144) = 1,65 × 1,14.
m3 d (T Li 145) = 1,69 × 1,08.

DIAGNOSE. — *Rhinolophus* voisine de *R. delphinensis* et de taille inférieure à celle du type de la Grive-Saint-Alban, mais de la taille de la population plus ancienne de Vieux-Collonges. Deux molaires inférieures sur quatre présentent une petite crête descendant du sommet de l'hypoconide vers le centre du talonide.

Description

Tout ce matériel forme un ensemble homogène tant par la taille que par la morphologie.

La canine supérieure montre une face linguale totalement plate et un cingulum lingual épais, à surface occlusale ondulée.

La canine inférieure présente un cingulum lingual se soulevant à l'arrière pour former une véritable cuspide cingulaire. Les deux exemplaires de canine inférieure de Li ont exactement la même morphologie mais leur taille est assez différente. Elles correspondent à ce qu'on peut attendre des différences d'ordre sexuel. Nous attribuerons donc le fort échantillon à un sujet mâle et le plus petit à un sujet femelle.

Les trois spécimens de p4 sont à peu près identiques. Cependant, les deux spécimens qui ont la même longueur sont pointus en avant tandis que le troisième montre une face antérieure moins oblique, et presque orthogonale à l'axe longitudinal de la dent. Ces deux types de dents se retrouvent dans la variabilité des p4 de *Rhinolophus delphinensis* de Vieux-Collonges.

La m1, comme chez tous les *Rhinolophus*, se distingue de la m2 et de la m3 par la position très distale du métaconide, d'où un aspect très étroit du trigonide. Au talonide, la crête postérieure de l'hypoconide est de type nyctalodonte, et l'ento-

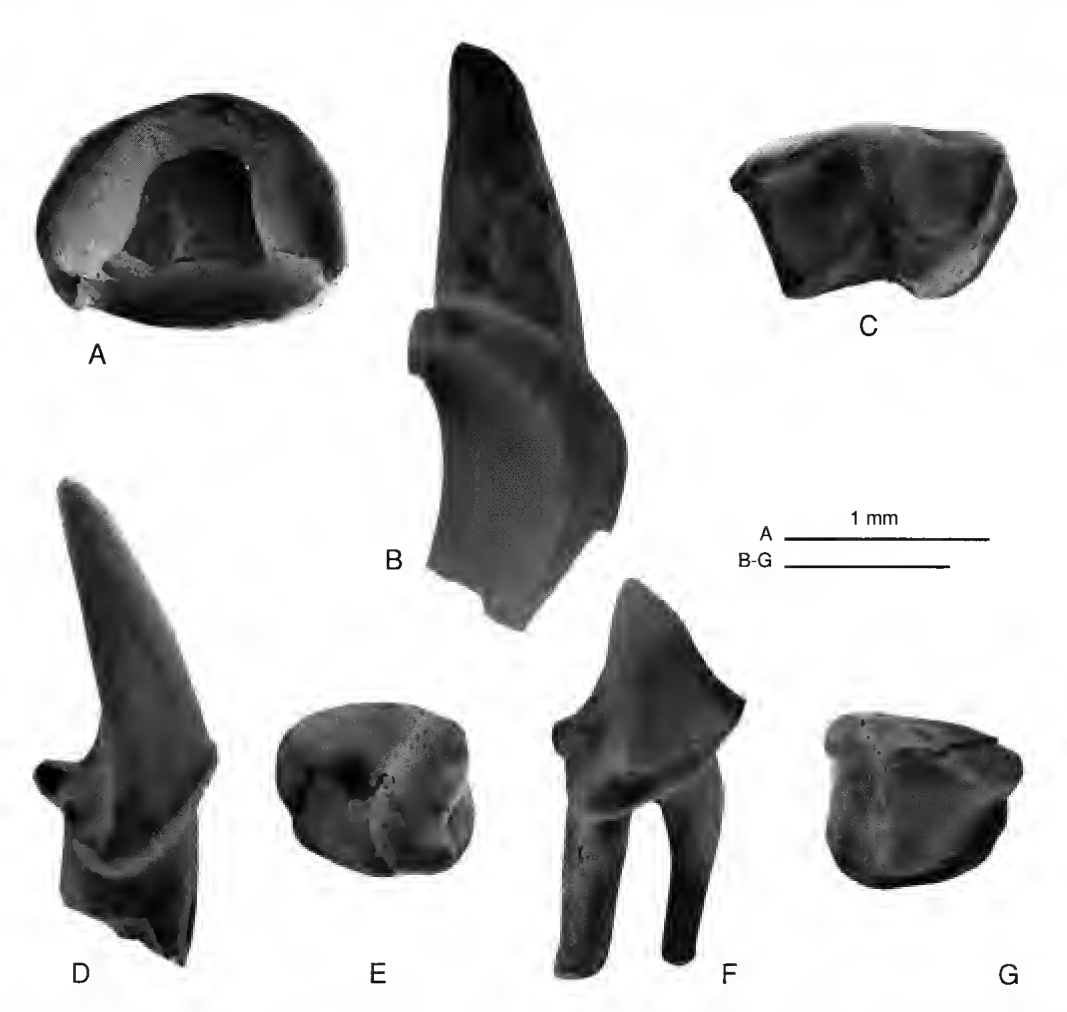


Fig. 9. — *Rhinolophus yongyuthi* n.sp. : **A**, **B**, C1 gauche (T Li 138), faces occlusale et linguale, respectivement ; **C**, m2 droite (T Li 143, holotype) ; **D**, **E**, c1 droite (T Li 140), faces labiale et occlusale, respectivement ; **F**, **G**, p4 droite (T Li 141), faces labiales et occlusale.

conide se relie par une crête de direction antérolabiale au métaconide.
Sur la m2 et la m3, le métaconide est sensiblement au même niveau que le protoconide, ce qui entraîne un trigonide assez large.
Le spécimen de m1 et un spécimen (sur deux) de m2 montrent, descendant obliquement de la pointe de l'hypoconide, une petite crête dirigée vers le centre du bassin talonidien.
La m3 montre un cingulum distal plus convexe, plus arrondi que sur la m1 et la m2, où il est rectiligne, comme sur les autres espèces de *Rhinolophus*.

Famille HIPPOSIDERIDAE Miller, 1907
Genre *Hipposideros* Gray, 1831

ESPÈCE-TYPE. — *Vespertilio speoris* Schneider, 1800.

Sous-genre *Brachipposideros* Sigé, 1968

ESPÈCE-TYPE. — *Hipposideros collongensis* Depéret, 1892.

Hipposideros (Brachipposideros) khengkao n.sp.
(Fig. 10A-J)

TYPE. — M3 gauche (T Li 150).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom thaï signifiant chauve-souris.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
C d (T Li 146) = 1,30 × 0,85 × 3,42 × 2,01 (L × l × ht × hc) (Fig. 10A).
C g (T Li 146) = 1,29 × 0,88.
P4 d (T Li 147) = 0,90 × 1,08 (Fig. 10B).
P4 d (T Li 147) = 0,77 × 1,04.
P4 g (T Li 147) = 1,00 × ?.
M1 d (148) = 1,25 × 1,46 (Fig. 10C).
M1 g (T Li 148) = ? × 1,50.
M1 g (T Li 148) = ? × > 1,50.
M2 d (T Li 149) = 1,13 × 1,44 (Fig. 10D).
M2 g (T Li 149) = ? × 1,50.
M3 g (T Li 150, holotype) = 0,95 × 1,40 (Fig. 10E).
c d (T Li 151) = 0,82 × 0,64.
c d (T Li 151) = 0,76 × 0,69 × 2,80 × 1,60.
c g (T Li 151) = 0,83 × 0,81 × 3,50 × 1,74 (L × l × ht × hc) (Fig. 10F).
c g (T Li 151) = 0,92 × 0,77.
p4d (T Li 152) = 0,83 × 0,64 (Fig. 10G).
m1 g (T Li 153) = 1,15 × 0,83 (Fig. 10H).
m1 g (T Li 153) = 1,16 × 0,78.
m2 d (T Li 154) = 1,12 × 0,75.
m2 d (T Li 154) = ? × 0,85.
m2 g (T Li 154) = 1,17 × 0,84 (Fig. 10I).
m2 g (T Li 154) = 1,16 × 0,85.
m2-3 d (T Li 155) = 1,14 × 0,80 × 0,73.
m2-3 d (T Li 155) = 1,10 × 0,82 × 0,73.
m2-3 d (T Li 155) = ? × 0,76.
m3 g (T Li 156) = 1,09 × 0,78 × 0,68 (Fig. 10-J).

DIAGNOSE. — *Brachipposideros* de taille intermédiaire entre *B. collongensis* et *B. aguilari*. M3 ayant conservé une petite portion de la postmétacônecrista tandis que le paralophe est à peine perceptible.

DESCRIPTION
La canine supérieure est caractérisée par sa grande longueur par rapport à sa largeur et par la présence d'une pointe accessoire postérieure. Cette pointe accessoire postérieure est plus importante et plus détachée que chez *Asellia*. Le cingulum lingual antérieur remonte presque au niveau de cette pointe accessoire, comme chez *Brachipposideros* et *Syndesmotis* ; chez *Asellia* il est plus bas. La dent est relativement plus longue que chez les formes précédentes. Elle est de taille inférieure à celle de *Brachipposideros collongensis* et de taille comparable à *Brachipposideros aguilari* (forme miocène minuscule décrite par Legendre en 1982), dont elle se distingue nettement par sa pointe principale extrêmement grêle et beaucoup plus recourbée en arrière.
Aucune P3 n'a été retrouvée, mais il existe à la base de la face mésiale du cingulum labial de P4 une petite facette d'usure très nette qui lui correspond. On n'observe par contre aucune trace de face d'usure sur la face distale de la canine supérieure. On peut donc attester de la présence d'une minuscule P3.
La P4 n'a pour ainsi dire pas de parastyle ; la région parastylaire ne forme pas d'expansion antérieure et ne se renfle pas non plus en cuspide cingulaire, contrairement à *Coelops* ou *Hipposideros cineraceus*. Il n'existe pas de crête de liaison (paralophe) entre le protocône et la base du paracône, contrairement à *Aselliscus* et *Brachipposideros col-*

longensis. Le cingulum lingual est très épais.
M1 est caractérisée par un talon peu saillant distalement (même moins que chez *Aselliscus*, *Coelops* ou *Hipposideros cineraceus*), mais le cingulum est épais et se prolonge mésialement vers la pointe du protocône. Ce cingulum est très différent de celui, très réduit, d'*Aselliscus* et d'*Hipposideros cineraceus*. Chez *Coelops* par contre, il est plus développé et remonte le long de la face mésiale. Ce cingulum est voisin de celui de *Brachipposideros collongensis* et de *B. aguilari*. Sa taille semble très inférieure à celle de *Brachipposideros collongensis* et est plus basse que chez tous les spécimens de cette espèce.
La postprotocrête se termine vers la base du métacône sans toutefois la rejoindre, laissant ainsi la fosse du trigone légèrement ouverte vers l'arrière, cependant moins que chez *Brachipposideros collongensis* et *B. aguilari*.
M2 est plus courte que M1, avec un cingulum lingual limité à la partie distale. La crête postérieure du protocône rejoint la base du métacône, fermant complètement la fosse du trigone (protofosse). La dent montre également une petite crête, très fine, allant du protocône à la base du métacône.

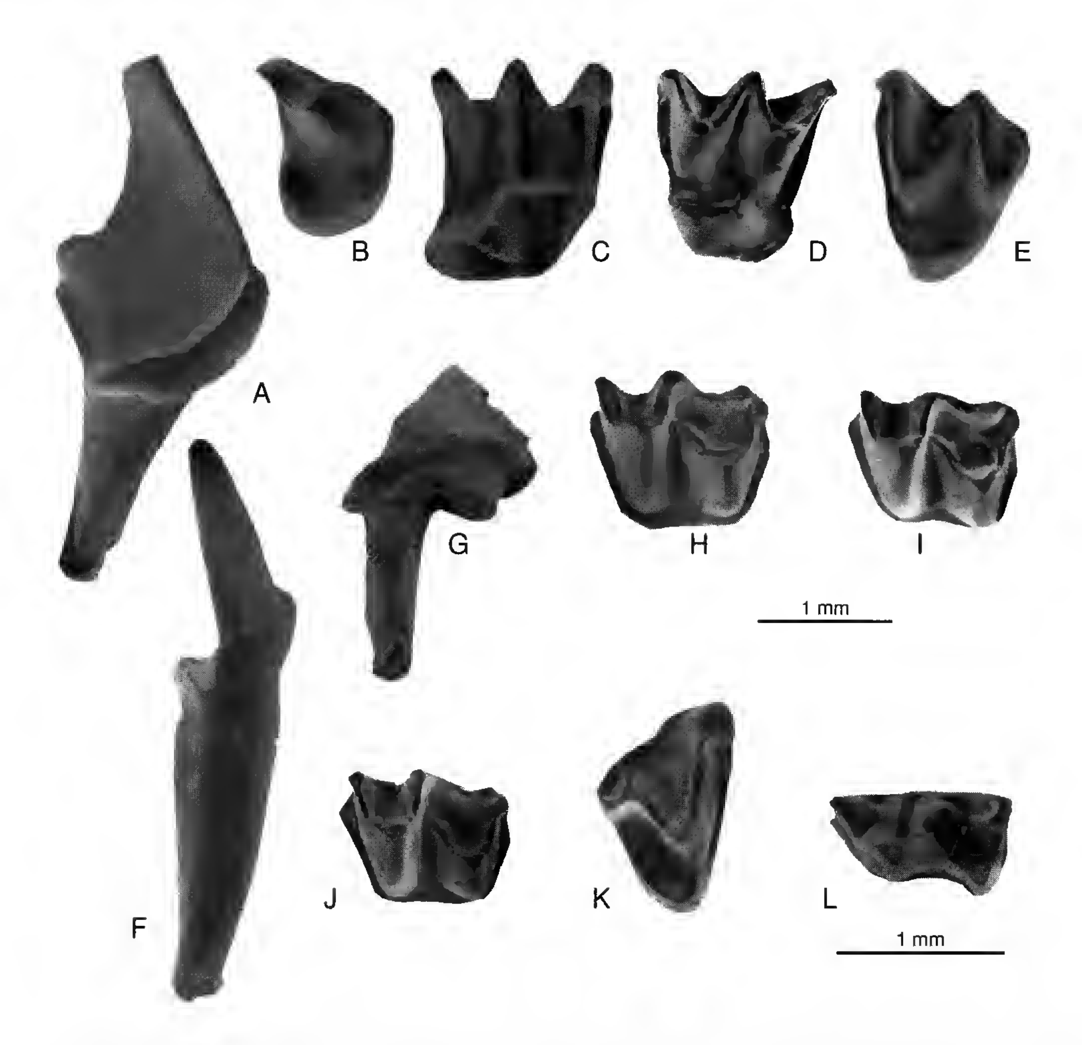


FIG. 10. — **A-J**, *Hipposideros khengkao* n.sp. : **A**, C1 droite (T Li 146), face linguale ; **B**, P4 droite (T Li 147) ; **C**, M1 droite (T Li 148) ; **D**, M2 droite (T Li 149) ; **E**, M3 gauche (T Li 150, holotype) ; **F**, c1 gauche (T Li 151), face linguale ; **G**, p4 droite (T Li 152) ; **H**. m1 gauche (T Li 153) ; **I**, m2 gauche (T Li 154) ; **J**, m3 gauche (T Li 156). **K**, *Hipposideros felix* n.sp. : M3 droite (T Li 157, holotype). **L**, Rhinolophoidea indet. : m1 gauche (T Li 159).

M3 apparaît comme plus archaïque que celle des *Brachipposideros* d'Europe par l'existence d'une courte postmétacônecrista (qui augmente la longueur labiale de la dent). Cette postmétacônecrista n'existe pas chez les formes actuelles mais se trouve, en plus développée, sur la population de Bouzigues rapportée par Sigé (1968) à *Brachipposideros collongensis*. La postprotocônecrista se referme sur la base du métacône et la préprotocônecrista se poursuit dans le cingulum de la dent. Sur la population de Vieux-Collonges existe une crête de liaison (patalophe) entre le protocône et la base du paracône. À Li, cette crête est devenue rudimentaire.

La canine inférieure montre, comme chez la plupart des Rhinolophoïdes, un cingulum continu ceinturant toute la base de la dent, et renflé du côté lingual en une petite cuspide accessoire. De même, ce cingulum lingual est dépourvu de pointe mésiale mais est creusé en gouttière à l'arrière. Les différences de taille observées entre les quatre spécimens de Li peuvent s'interpréter facilement comme un effet du dimorphisme sexuel.

La p4 a un contour occlusal triangulaire. Trois crêtes descendent de la pointe, une mésiale, une postérolinguale et une postérolabiale. La crête postérolinguale rejoint le cingulum distal. Entre les deux crêtes postérieures la surface occlusale de la dent est légèrement concave. Le cingulum lingual est limité à la partie postérieure de la dent. Le cingulum labial se poursuit sur les quatre cinquièmes de la longueur de la dent mais ne rejoint pas le cingulum distal. Ce dernier est renflé du côté lingual. L'avant de la dent est relativement pointu.

Les molaires inférieures montrent toutes les caractères suivants : la crête mésiale est de type nyctalodonte. La crête de liaison linguale entre l'entoconide et le métaconide est abaissée en son centre, la crête qui descend obliquement vers le trigonide rejoint celui-ci plus près du métaconide que du protoconide, le talonide est plus long que le trigonide et il y a un cingulum continu au pied des faces linguale, mésiale et distale.

Nous interprétons comme des m1 les dents à métaconide légèrement plus recourbé et dont le maximum de largeur s'observe au niveau du trigonide. Les molaires dont le métaconide est moins reculé et dont le trigonide et le talonide ont exactement la même largeur sont ici interprétées comme des m2, exceptés quelques spécimens sur lesquels le cingulum distal est arrondi (au lieu d'être rectiligne) et qui pourraient être des m3. Dans ce cas les m3 ne seraient pratiquement pas réduites.

Il est également curieux de constater que les m2 sont plus longues que les m1 alors que l'on observe l'inverse entre les M1 et les M2. Cependant l'échantillon est trop faible pour avoir une valeur statistique.

Hipposideros felix n.sp.
(Fig. 10K)

Type. — M3 d (T Li 157).

Niveau-type. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

Localité-type. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

Derivatio nominis. — De *felix*, heureux en latin, pour rappeler qu'en Extrême-Orient les chauves-souris sont symboles de bonheur et de félicité.

Matériel. — Mesures en millimètres :
M3 d (T Li 157, holotype) = 0,89 × 1,59 (Fig. 10K).
m1 g (T Li 158) = [1,40] × [0,85].

Diagnose. — *Hipposideros* de petite taille. M3 sur laquelle la crête labiale, presque réduite à un V, montre néanmoins un vestige d'une petite pointe supplémentaire représentant le mésolophe.

Description

La M3 montre une morphologie réduite dans laquelle le mésostyle n'est plus reconnaissable qu'à une petite pointe se différenciant du métacône très distal, et séparé de lui par une petite crête rectiligne, contrairement aux M3 d'*Aselliscus* et de *Brachipposideros* qui présentent un mésostyle bien net et immédiatement reconnaissable ainsi qu'un métacône un peu long. À l'opposé, le mésostyle est totalement fondu dans le métacône chez *Pseudorhinolophus* et *Asellia*.

La crête postérieure du paracône et la crête antérieure du métacône forment un V, contrairement à *Syndesmotis* où elles forment un U. La crête antérieure du protocône aboutit à la base du paracône comme chez *Pseudorhinolophus* et *Aselliscus*, et contrairement à la majorité des

Hipposideridae, en particulier *Asellia* chez qui cette crête passe en avant du paracône et se prolonge dans le cingulum mésial. La crête postérieure du protocône se poursuit sur le flanc du métacône et forme le rebord distal de la dent. Ce bord distal est relevé si nettement qu'il détermine une fosse du trigone fermée, creusée entre les trois pointes principales. Le parastyle est recourbé en crosse comme chez *Aselliscus* tandis qu'il forme une ligne brisée chez *Pseudorhinolophus* et qu'il est rectiligne chez *Asellia*. Il existe enfin un cingulum antérieur non continu.
La m1 rapportée à la même espèce est d'une taille supérieure à celle attribuée à *Hipposideros* (*Brachipposideros*) *khengkao* du même gisement. Elle présente les caractères classiques des *Brachipposideros*, exceptée la position de l'hypoconulide qui, à l'extrémité labiale de la crête distale, est plus éloigné de l'entoconide. Cette m1 présente enfin un cingulum antéro-lingual très développé.

Rhinolophoidea indet.
(Fig. 10L)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
m1 g (T Li 159) = 1,03 × 0,60 (Fig. 10L).
m2 g (T Li 160) = 1,03 × 0,72.

DESCRIPTION ET DISCUSSION
Ces deux dents, de morphologie semblable à celle des *Brachipposideros*, s'en écartent par une taille très nettement inférieure. Elles sont plus petites que celles de tous les Rhinolophoidea fossiles décrits à ce jour.
La première dent est supposée être une m1 en raison de son augmentation de taille à l'arrière ; son paralophide peu incliné vers l'avant inviterait au contraire à la considérer comme une m2. L'autre dent, attribuée à une m2, usée et légèrement endommagée, ne montre rien de très caractéristique.

Superfamille VESPERTILIONOIDEA Weber, 1928
Famille VESPERTILIONIDAE Miller, 1897
Genre *Ia* Thomas, 1902

ESPÈCE-TYPE. — *Ia io* Thomas, 1902.

Ia lanna n.sp.
(Fig. 11)

TYPE. — M2 d (T Li 162).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom de l'ancien royaume de Lanna, sur le territoire duquel se trouve le gisement de Li.

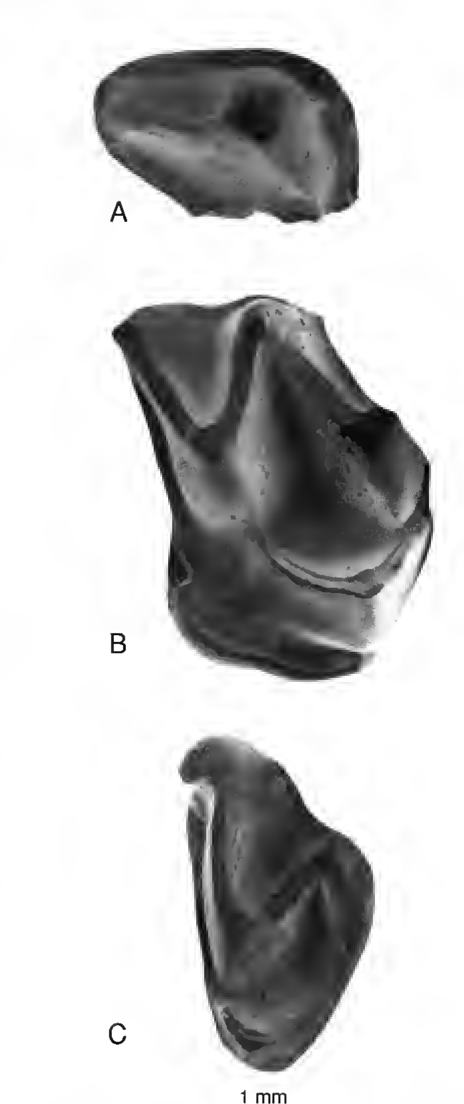


FIG. 11. — *Ia lanna* n.sp. : **A**, P4 droite (T Li 161), incomplète ; **B**, M1 droite (T Li 162, holotype) ; **C**, M3 gauche (T Li 164).

Matériel. — Mesures en millimètres :
P4 d (T Li 161) = 1,91 × ? (Fig. 11A).
M2 d (T Li 162, holotype) = > 2,16 × 2,99 (Fig. 11B).
M2 g (T Li 163) = 2,36 × ?.
M3 g (T Li 164) = 1,40 × 2,63 (Fig. 11C).

Diagnose. — *Ia* de taille significativement plus petite que *Ia io*, l'espèce-type et unique du genre.

Description

L'unique spécimen de P4 récolté est incomplet ; seule est conservée la partie labiale. La dent est relativement basse. Un cingulum continu court au pied de toute la face labiale. Deux autres cingulums se voient aussi dans les parties conservées de la face antérieure et de la face postérieure. La crête mésiale du paracône rejoint l'angle antéro-lingual de la dent sans qu'il y ait de renflement parastylique. La face linguale du paracône montre dans sa partie basse un repli dirigé vers l'angle antéro-interne de la dent.

Sur M2, la préprotocrête ne rejoint pas le paracône mais se poursuit mésialement pour rejoindre le cingulum mésial ; la postprotocrête ferme à l'arrière la cuvette du trigone en arrivant sur le métacône. Dans la partie distale de la dent existe sur la muraille linguale un léger pli qui arrive presque au contact du cingulum lingual. Ce cingulum lingual est très épais et s'arrête à l'aplomb du protocône.

La M3 montre une structure identique à celle de l'espèce-type *Ia io*, avec en particulier trois crêtes sur la face externe et un paralophe minuscule. Cependant, le cingulum lingual est plus faible et la préparacônecrista plus courte.

Discussion

Cette espèce mal représentée est rapportée au genre *Ia* en raison de sa taille et de la structure simplifiée de ses molaires supérieures, en particulier celle de M2 qui est totalement dépourvue de métalophe et de paralophe et dont le cingulum lingual est épais et limité à sa portion distale.

Famille Molossidae Gill, 1872
Genre *Rhizomops* Legendre, 1984

Espèce-type. — *Nyctinomus brasiliensis* Geoffroy, 1824.

Rhizomops mengraii n.sp.
(Fig. 12)

Type. — p4 d (T Li 170).

Niveau-type. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

Localité-type. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

Derivatio nominis. — Du roi Mengrai, fondateur du royaume de Lanna, à l'extrémité méridionale duquel se trouve la localité de Li.

Matériel. — Mesures en millimètres :
C g (T Li 165) = 0,86 × 10,5 (Fig. 12A).
P4 d (T Li 166) incomplète : 3/4 de la partie linguale = [0,85] × [1,10].

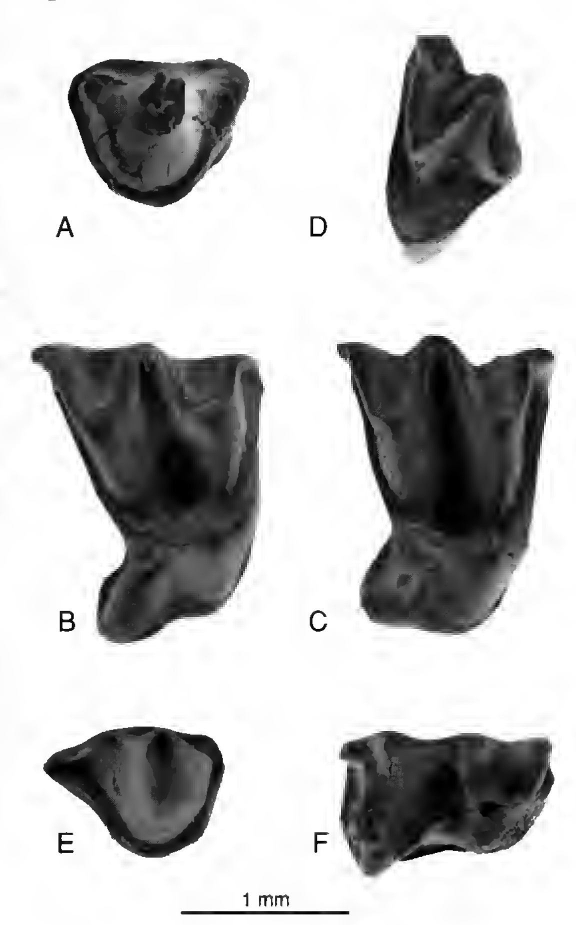


Fig. 12. — *Rhizomops mengraii* n.sp. : **A**, C1 gauche (T Li 165) ; **B**, M1 droite (T Li 167) ; **C**, M2 droite (T Li 168) ; **D**, M3 gauche (T Li 169) ; **E**, p4 droite (T Li 170, holotype) ; **F**, m1 droite (T Li 171).

M1 d (T Li 167) = 1,38 × 1,96 (Fig. 12B).
M2 d (T Li 168) = 1,40 × 1,90 (Fig. 12C).
M2 g (T Li 168), moitié linguale.
M3 g (T Li 169) = 0,89 × 1,69 (Fig. 12D).
p4 d (T Li 170, holotype) = 1,13 × 0,85 (Fig. 12E).
m1 d (T Li 171) = 1,34 × 1,01 (Fig. 12F).
2 m d (T Li 172) incomplètes (reste le trigonide).

DIAGNOSE. — *Rhizomops* de petite taille, à p4 dotée d'un métaconide net et d'un tubercule accessoire disto-lingual.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *Rhizomops* plus petit que *R. brasiliensis*, canine supérieure dont le cingulum basal ne se relève pas à l'angle disto-lingual.

DESCRIPTION
La canine supérieure a un contour basal en forme de triangle dont l'angle labial est arrondi. Le cingulum basal ne se relève pas à l'angle disto-lingual, contrairement à *R. brasiliensis*.
La P4 n'est connue que par sa moitié linguale, qui montre un protocône saillant et un paralophe net.
Les molaires supérieures montrent une crête antérieure de l'hypocône rejoignant la muraille linguale en dessous de la postprotocrête. Sur M1-M2, le métalophe est très net et rejoint d'une part le métacône, d'autre part le sommet de la postprotocrête. Le paralophe est complet sur M1, incomplet sur M2.
p4, biradiculée, est caractérisée par un très grand développement du bord disto-lingual. Un petit métaconide se détache de l'arête postérieure du protoconide, tandis que le bord postérolingual se soulève en une petite cupule formant une ébauche de talonide.
m1 ne diffère que par la taille de l'espèce-type *R. brasiliensis*.

DISCUSSION
Le Molossidae de Li se rapporte nettement au genre *Rhizomops* en raison de la conservation d'un métalophe aux molaires supérieures et de la nyctalodontie des molaires inférieures.
Il se distingue de l'espèce-type *Rhizomops brasiliensis* par sa taille moindre et par les caractères morphologiques suivants : (1) le cingulum basal de la canine supérieure ne se relève pas en un début de talon à l'angle disto-lingual, contrairement à *R. brasiliensis* ; (2) sur M1-M2, le métalophe se termine lingualement sur le métacône alors qu'il se termine mésialement par rapport au métacône sur l'espèce actuelle ; (3) sur p4, le bord disto-lingual est beaucoup plus long que le bord disto-labial et le bord postéro-labial de la dent se soulève en une petite cupule ébauchant un talonide, alors que chez *R. brasiliensis*, le bord disto-lingual et le bord postéro-labial ont pratiquement le même degré de développement, et le bord postéro-lingual ne se relève pas à l'arrière.
Des *Rhizomops* ont déjà été signalés dans le Miocène, malheureusement par des matériaux trop incomplets pour être déterminés spécifiquement. Ce sont des pièces provenant de Venelle et du Collet-Redon. Legendre (1985) les a désignés comme *Rhizomops* cf. *brasiliensis*. La forme de Venelle est légèrement plus petite que l'actuelle et ne possède pas de paralophe aux molaires supérieures. La forme de Collet-Redon montre des molaires supérieures plus larges qu'à Li, un métaconide et une cuspide cingulaire linguale de p4 plus faibles.

Vespertilionoidea indet.
(Fig. 13A)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
m1 d (T Li 173) = 1,69 × 0,90 (Fig. 13A).
m2 g (T Li 174) = ? × 0,91.

La dent complète montre une crête distale nyctalodonte. Le paraconide est couché en avant, le métaconide est haut et l'entoconide relativement bas, avec les bords antérieur et postérieur s'abaissant fortement par rapport à la crête relativement élevée que l'on trouve chez les Rhinolophoïdes, le trigonide et le talonide ont la même largeur. Le bord postérieur de la dent est oblique, si bien que l'hypoconulide marque le point le plus distal de la dent. Il y a un léger cingulum labial s'effaçant en dessous de l'hypoconide et se prolongeant en avant en un cingulum mésial. Un petit cingulum distal existe aussi. La direction relativement oblique du paralophide nous incline à considérer cette dent comme une m1.
Le non-élargissement du talonide et la position très distale de l'hypoconulide permettent de l'éliminer des Molossidae.
La m2 fragmentaire attribuée à la même forme

est large au niveau du trigonide. Comme sur la m1, l'entoconide s'abaisse fortement en avant et n'est pas relié à la crête haute du métaconide. Le paralophide est coudé et de direction transverse, si bien que le trigonide est court.
Legendre *et al.* (1988) ont signalé à Nong Hen, près de Phitsanulok (nord de la Thaïlande), un petit Vespertilionidae indet. à structure nyctalodonte qui diffère de notre forme par la plus grande largeur et par la hauteur de l'entoconide de ses molaires inférieures.

Ordre SCANDENTIA
Wagner, 1855 (*fide* Mac Kenna, 1875)
Famille TUPAIIDAE Mivart, 1868
Genre *Tupaia* Raffles, 1821

ESPÈCE-TYPE. — *Sorex glis* Diard, 1820.

Tupaia miocenica n.sp.
(Fig. 13B)

TYPE (et pièce unique). — M2 gauche (T Li 175) = 3,57 × 4,79 mm (Fig. 13B).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

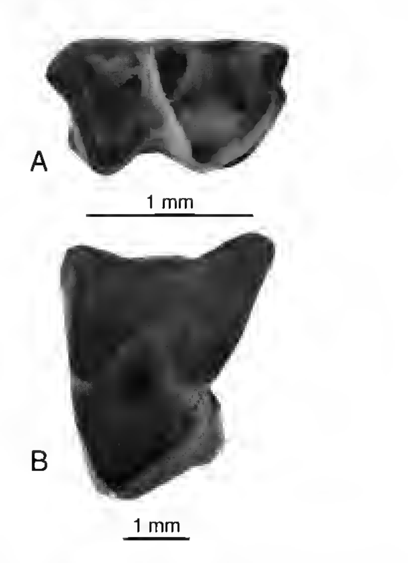


FIG. 13. — **A**, Vespertilionoidea indet. : M1 droite (T Li 173). **B**, *Tupaia miocenica* n.sp. : M2 gauche (T Li 175, holotype).

DERIVATIO NOMINIS. — Du Miocène, époque dont le *Tupaia* de Li est le seul représentant.

DIAGNOSE. — *Tupaia* de grande taille, à M2 dotée d'un mésostyle simple, dépourvue de parastyle saillant et dotée d'un hypocône bas, allongé et séparé de la muraille distale du protocône par un petit plateau allongé et aux bords distal et lingual rectilignes.

DESCRIPTION
La M2 est une dent dilambdodonte au mésostyle étendu et très labial, si bien que le bord labial de la dent est très faiblement concave. Il n'y a pas de parastyle. La dent est usée et légèrement roulée, mais laisse voir sur le bord labial une crête cingulaire distale rejoignant la postmétacônecrista. La portion linguale de la dent est plus étroite et montre un protocône à position relativement antérieure. Les deux crêtes du protocône sont obtuses. La préprotocônecrista revient sur l'avant de la base du paracône tandis que la postprotocônecrista se termine au niveau de la base du métacône sans refermer complètement la fosse centrale. Aucune crête issue du protocône ne se termine en cingulum. Le bord lingual est rectiligne et présente à l'angle disto-lingual un petit hypocône bas et étroit. Les bords lingual et distal de cet hypocône sont rectilignes et sensiblement orthogonaux l'un à l'autre ; le bord lingual se raccorde bien tangentiellement au pied du protocône.

DISCUSSION
Cette dent appartient au groupe des Tupaiidae à mésostyle, par opposition à *Ptilocercus* qui en est dépourvu, et pour qui a été constituée d'ailleurs une sous-famille à part, les Ptilocercinae. Notre dent montre un hypocône réduit, par opposition à *Urogale* et *Anathana* qui possèdent un gros hypocône et par opposition aussi à *Dendrogale*, *Prodendrogale* et *Palaeotupaia* qui n'en possèdent pas du tout. Notre dent ne peut pas non plus appartenir au genre *Lyonogale* chez qui le mésostyle est divisé. De même, elle ne peut correspondre au maxillaire indéterminé PVA 15 des Middle Siwaliks d'Inde signalé par Chopra *et al.* (1979), maxillaire qui diffère de notre spécimen par la présence d'un parastyle très saillant sur M2 et une taille bien plus modeste. C'est finalement dans le genre *Tupaia* que notre spécimen de Li se range le mieux, et plus précisément les *Tupaia* dont le

mésostyle est simple, comme par exemple *Tupaia glis*. Notre forme diffère cependant de cette dernière espèce par sa plus grande largeur et la forme de son hypocône, petit mais séparé de la muraille distale du protocône par un étroit couloir plat.
La présence d'un hypocône est habituellement considérée comme une apomorphie (Qiu Zhuding 1986). La présence d'un plateau isolant véritablement la pointe de l'hypocône de la paroi du protocône peut aussi être interprétée comme un caractère plus dérivé, par rapport aux formes où l'hypocône est plaqué contre la paroi de l'hypocône. Ce caractère d'individualisation de l'hypocône ne s'observe que chez les *Tupaia* actuels.

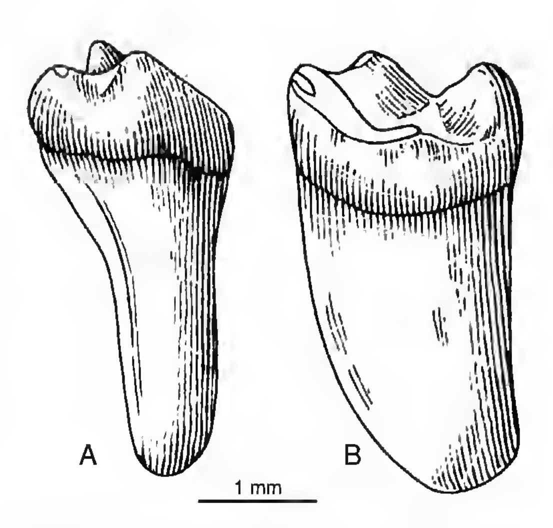


FIG. 15. — ? *Nycticebus linglom* n.sp. : M3 droite (T Li 41, holotype), **A**, face linguale ; **B**, face labiale.

Ordre PRIMATES Linné, 1758
Sous-ordre STREPSIRHINI Geoffroy, 1812
Infra-ordre LORISIFORMES Gregory, 1915
Famille LORISIDAE Gray, 1821
Genre *Nycticebus* Geoffroy, 1812

ESPÈCE-TYPE. — *Tardigradus coucang* Boddaert, 1785.

? ***Nycticebus linglom*** n.sp.
(Figs 14, 15)

HOLOTYPE (et unique matériel). — M3 d (T Li 41) = 1,29 × 1,82 mm (Figs 14, 15).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — Du nom thaï du Loris.

DIAGNOSE. — Lorisidae de petite taille, à M3 réduite, simplifiée (perte de l'hypocône et des conules), à crête parastylaire longue, protocône bombé et métacône plus proche du protocône que du paracône.

DESCRIPTION

La M3 a un contour triangulaire. La face vestibulaire est très oblique par rapport à la face mésiale ; la face linguale est réduite. Trois cuspides sont bien reconnaissables : paracône, métacône et protocône reliés entre eux par une crête continue. Le métacône, du fait de la réduction de la face distale, est plus proche du protocône que du paracône. Les trois cuspides sont arrondies et





FIG. 14. — ? *Nycticebus linglom* n.sp. : M3 droite (T Li 41, holotype), face occlusale (en stéréo).

assez basses. Le protocône est caractérisé par une face linguale très bombée et entourée à sa base, tant à l'avant qu'à l'arrière, d'une crête cingulaire extrêmement fine. La dent montre en outre une crête parastylaire allongée dans l'angle antéro-labial et renflée localement en un véritable parastyle, petit mais net. Une légère usure est visible sur la crête parastylaire. Une petite facette de contact (avec M2) est discernable sur la moitié vestibulaire de la face mésiale.
La dent ne montre qu'une seule racine, mais très développée et sur laquelle des sillons indiquent la fusion de trois racines.
Cette dent, réellement minuscule, est la plus petite molaire connue de Prosimien.

Discussion
Cette dent ne peut en aucun cas appartenir à un Tarsier dont la M3 n'est pas réduite et possède un important hypocône.
Parmi les Strepsirhini du Miocène d'Asie, les Sivaladapinae sont à écarter en raison de leur taille très nettement plus grande. La comparaison anatomique est de plus impossible car ils ne sont jusqu'à ce jour connus que par des dentures inférieures.
Par contre, une grande ressemblance existe avec les Lorisidae, qui montrent une M3 réduite et triangulaire. Parmi les Lorisidae, les genres *Loris* et *Arctocebus* sont à écarter car leur M3 possède un hypocône. Au contraire, *Nycticebus* et le genre fossile *Nycticeboides* décrit par Jacobs en 1981 en sont dépourvus. Le bombement lingual du protocône s'observe chez *Nycticebus* et non chez *Nycticeboides*, qui présente en plus des restes nets de conules (protoconule et métaconule) et un fort cingulum disto-lingual.
À l'intérieur du genre *Nycticebus*, *N. pygmeus* montre un hypocône et un métaconule sur M3 alors que la M3 de *N. coucang bengalensis* (Schwartz & Tattersall 1985, fig. 24 et observation directe du spécimen 112-992 de l'American Museum of Natural History par Mein) est totalement dépourvue tant d'hypocône que de métaconule et présente une crête parastylaire allongée et un fort protocône à face linguale très bombée, exactement comme sur notre M3 de Li. C'est donc de *Nycticebus coucang bengalensis* que notre fossile se rapproche le plus. Il en diffère par sa taille plus réduite et la coalescence de ses racines.
L'appartenance au genre *Nycticebus* reste cependant un peu problématique en raison de l'insuffisance du matériel à notre disposition.

Sous-ordre HAPLORHINI Pocock, 1918
Infra-ordre TARSIIFORMES Gregory, 1915
Famille TARSIIDAE Gray, 1825

Genre *Tarsius* Storr, 1870
(Figs 16-21)

Espèce-type. — *Simia syrichta* Linné, 1758.

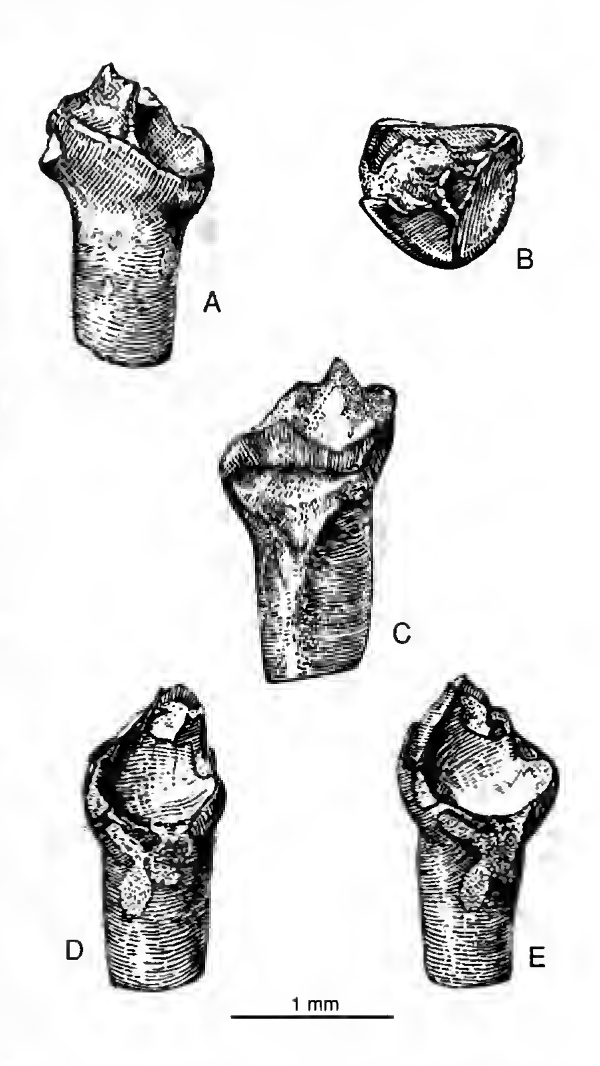


Fig. 16. — *Tarsius thailandica* : P2 gauche (T Li 42), **A**, face linguale ; **B**, face occlusale ; **C**, face antérieure ; **D**, face postérieure ; **E**, vue postéro-linguale.

Tarsius thailandica Ginsburg *et* Mein, 1987

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
P2 g (T Li 42) = 1,06 × 0,93 (Fig. 16).
p3 d (T Li 43) = 1,25 × 1,27 (Fig. 17).
p4 d (T Li 44) = 1,27 × 1,35 (Fig. 18).
m1d (T Li 45) = 2,43 × 1,83 × 0,89 (L trigonide) (Fig. 19).
m2 d (T Li 46, holotype) [figurée Ginsburg & Mein 1987, fig. 1 ; Fleagle 1988, figs 11-19c, d ; Ginsburg 1988, fig. 2 ; Ginsburg, Mein & Tassy 1989, fig. 2] = 2,52 × 2,10 × 1,02 (Fig. 20).
m2 d (T Li 47) sur fragment de mandibule = 2,58 × 1,83 × 0,89 (Fig. 21).

DIAGNOSE. — *Tarsius* de la taille ou légèrement plus petit que *Tarsius spectrum*. Protoconide et métaconide de m1 et m2 sensiblement de même hauteur et au même niveau par rapport à l'axe longitudinal de la dent, paraconide de m1 en position plus linguale que chez *Tarsius spectrum*, *T. bancanus* et *T. syrichta*, paraconide de m2 en position plus avancée que chez *Tarsius bancanus* et *T. syrichta*.

DESCRIPTION
Le seul exemplaire de dent supérieure est une P2 brisée au niveau de la pointe. C'est une dent courte, uniradiculée et presque aussi large que longue. Descendant de la pointe principale, les faces labiale, linguale et postérieure sont planes. La face antéro-linguale (ou linguale) et la face postéro-linguale (ou distale) sont orthogonales l'une à l'autre. Une arête nette limite ces deux faces. La face distale est large. Un cingulum basal important ceinture les deux faces linguales de la dent. Ce cingulum est plus important et plus arrondi au pied de la face distale. La face labiale est plane et apparemment dépourvue de cingulum. Elle diffère en cela des autres espèces de *Tarsius*, chez qui cette face labiale est bombée et dotée d'un léger cingulum.
Les prémolaires inférieures sont simples, formées d'une pointe haute, d'une face linguale plane, d'une face labiale plus bombée et d'un cingulum basal important.
p3 est une dent de plus grande taille, biradiculée, haute, effilée, dissymétrique et pointue. La face linguale est presque plane et la face labiale très bombée. Une crête postérieure et une crête antérieure descendent très lingualement de la pointe. La crête postérieure est relayée vers le bas par une petite crête plus oblique, en position plus labiale, et rejoint le cingulum basal qui se relève forte-

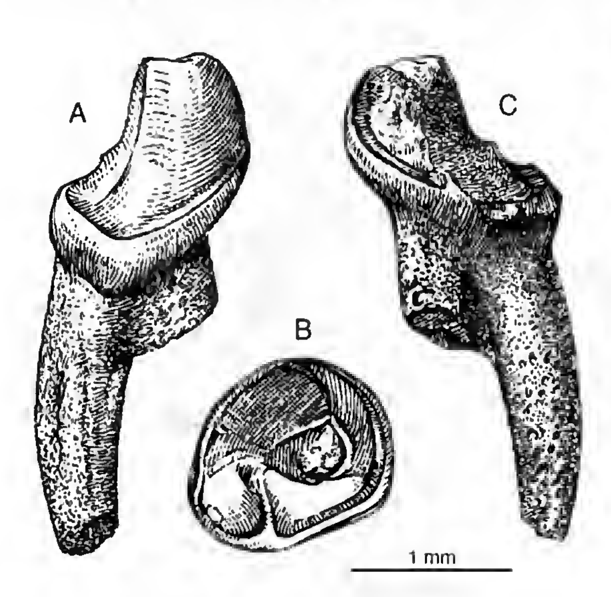


FIG. 17. — *Tarsius thailandica* : p3 droite (T Li 43), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

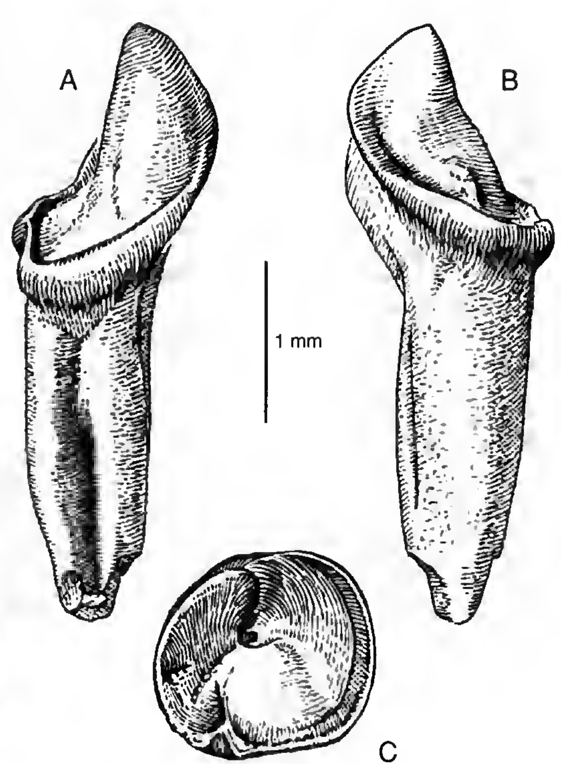


FIG. 18. — *Tarsius thailandica* : p4 droite (T Li 44), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

ment en ce point. Entre l'arrondi de la face labiale et la crête linguo-distale existe une véritable face postérieure, concave. L'angle disto-labial de la dent est bien arrondi. La crête antérieure de la pointe principale s'ouvre en avant pour donner de chaque côté un cingulum. Ces cingulums deviennent plus importants vers l'arrière et se rejoignent sur la face postérieure de la dent. Par sa largeur cette p3 se rapproche plus de celles de *Tarsius bancanus* et *T. spectrum* que de celles de *T. syrichta* et *T. pumilus*.

La p4 est très proche morphologiquement de la p3. Elle s'en distingue cependant par ses deux racines qui sont coalescentes, par le plus grand évasement de son aire disto-labiale, donnant une face postérieure plus large. Les différences avec la p3 sont du même ordre et de même amplitude que ce que l'on peut observer entre les p3 et les p4 des quatre espèces actuelles de *Tarsius*.

Les deux premières molaires inférieures sont biradiculées, subrectangulaires et d'architecture simple. Le trigonide est haut, avec un protoconide et un métaconide sensiblement de même hauteur et situés sur le même niveau, et un paraconide plus petit et déporté lingualement. La face postérieure du trigonide est plane et domine un creux talonidien profond. L'hypoconide et l'entoconide sont en position très arrière. La postentoconidecrista et la posthypoconidecrista sont obliques et se rejoignent sensiblement au milieu de la face postérieure, où elles forment un angle très ouvert. La postentoconidecrista se soulève en son milieu pour individualiser un petit hypoconulide mince. Un cingulum basal cordé court tout le long de la face labiale et se poursuit sur la face distale de la dent. À l'angle disto-lingual de la dent existe une minuscule fosse au pied de la postentoconidecrista.

Le fragment d'os qui porte une molaire montre, en avant de celle-ci, un alvéole postérieur large et resserré au milieu, tant sur la face antérieure que sur la face postérieure. Il s'agit donc de l'alvéole postérieur d'une molaire. La dent portée est donc une m2. Elle est identique à la molaire-type de l'espèce.

La m1 se distingue de la m2 par son paraconide placé légèrement plus labialement et par la crête antérieure de la dent qui est nettement plus basse. Le protoconide et le métaconide sont aussi beaucoup moins bombés antérieurement. Le trigonide de m1 est plus long que celui de m2, avec un hypoconide et un entoconide corrélativement plus éloignés du trigonide.

Discussion

Les différences morphologiques et dimension-

Fig. 19. — *Tarsius thailandica* : m1 droite (T Li 45), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

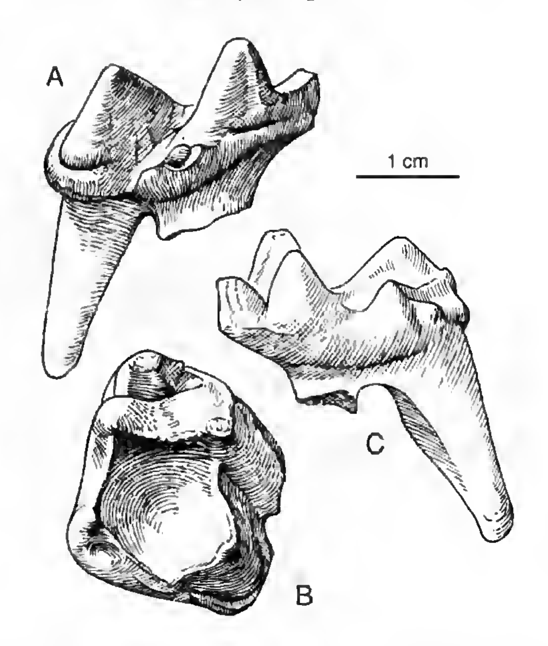
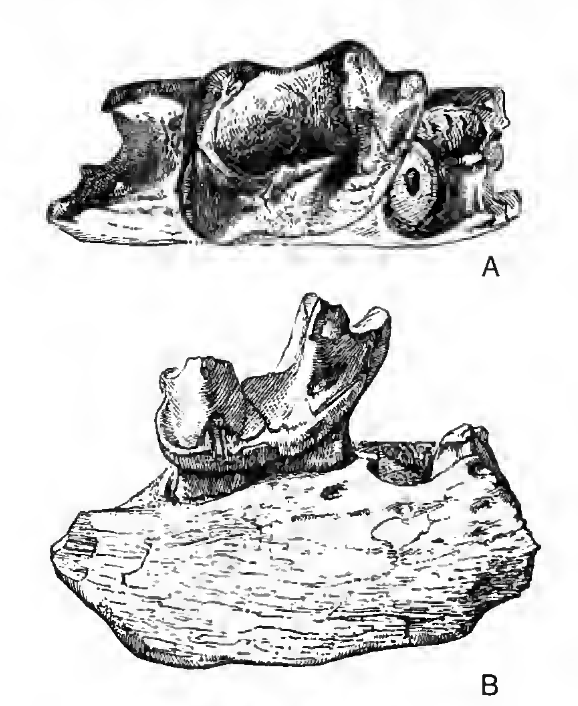


Fig. 20. — *Tarsius thailandica* ; m2 droite (T Li 46, holotype), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

nelles sont faibles entre les quatre espèces actuelles de *Tarsius*. Le *Tarsius* miocène ne montre pas de différences plus grandes et s'insère bien dans le genre *Tarsius*. Les prémolaires permettent de faire un regroupement : celles de *Tarsius spectrum*, *T. bancanus* et *T. thailandica* sont plus épaisses que celles de *T. syrichta* et *T. pumilus*. Les molaires, pat contte, ne permettent aucune séparation. En 1994, Beard *et al.* ont fait connaître un minuscule Tatsier de l'Eocène de Chine sous le nom de *Tarsius eocaenus*, dont les molaires inférieutes sont une parfaite réduction des molaires des Tatsiers plus récents et illustrent à la fois l'individualisation très ancienne et la très faible évolurion au cours du temps de ce rameau de primates.



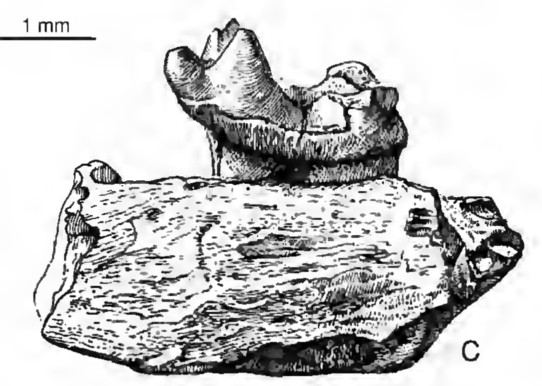


FIG. 21. — *Tarsius thailandica* : m2 droite (T Li 47), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

Ordre RODENTIA Bowdich, 1821
Superfamille SCIUROIDEA Gill, 1872
Famille SCIURIDAE Gray, 1821
Genre *Ratufa* Gray, 1867

ESPÈCE-TYPE. — *Sciurus indicus* Erxleben, 1777.

Ratufa maelongensis
Mein, Ginsburg *et* Ratanasthien, 1990

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1-2 gauche (T Li 176, holotype) = 3,13 × 3,86, figurée Mein *et al.* (1990, fig. 5).

DESCRIPTION

Cette unique molaire supérieure montre un contour subrectangulaire à subcarré, sensiblement plus large que long, et une extrême complication des crêtes, très peu hautes. Le protocône est plus haut que l'hypocône, l'antérolophe est limité à la moitié labiale de la dent, le protolophe et le métalophe sont subparallèles, de contour irrégulier et plus mince au contact de la muraille linguale. Dans la vallée du trigone se reconnaissent un protolophule lingual et un mésostyle labial. La partie distale de la dent, à partir du métalophe, forme une surface aplanie sur laquelle ni vallée ni lophe ne sont plus individualisés.

DISCUSSION

Par sa taille, son profil occlusal, sa couronne aux vallées très peu profondes, le contour irrégulier du protolophe et du métalophe qui restent cependant parallèles, cette dent appartient bien au genre *Ratufa*. Elle se distingue facilement des espèces actuelles par une taille beaucoup plus petite, un contour moins carré, des crénulations plus développées et un protocône plus haut que l'hypocône. Les espèces actuelles de *Ratufa* sont toutes cantonnées à l'Asie du Sud-Est. *Ratufa maelongensis* est jusqu'à ce jour la seule forme fossile connue et n'a pas été retrouvée ailleurs. Le genre *Ratufa* apparaît donc nettement comme endémique du Sud-Est

asiatique depuis au moins le Miocène inférieur. La forme décrite par Dehm (1950a) dans le Miocène de Wintershof-West sous le nom de *Ratufa obtusidens* appartient en fait à un grand écureuil terrestre et mérite un autre nom générique.

Genre *Atlantoxerus* F. Major, 1893

ESPÈCE-TYPE. — *Sciurus getulus* Linné, 1758.

? ***Atlantoxerus*** sp.

? *Atlantoxerus* sp. Mein *et* Ginsburg, 1985 : fig. 9.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
p4 d (T Li 177) = 1,75 × 1,9 (figurée Mein & Ginsburg 1985, fig. 9).

DESCRIPTION
Cette dent est presque ronde en profil occlusal. Elle comprend un grand postérolophe qui va de l'hypoconide à l'entoconide qu'il englobe et, sur la face labiale, une crête où s'individualisent, d'avant en arrière, le paraconide, le protoconide et un petit mésostylide. En avant du postérolophe s'individualise du côté lingual le métaconide.

DISCUSSION
Wessels *et al.* ont décrit et figuré (1982, pl. 4, fig. 10) une petite dent assez semblable à celle de Li et provenant de la Formation Chinji près de Banda Daud Shah (loc. H-GSP 107). Dans leur texte, ils la désignent comme « Marmotini gen. et sp. indet. » mais comme *Heteroxerus* sp. dans la légende de la figure. La seule différence importante avec la dent de Li est la présence, chez cette dernière, d'un métaconide indépendant alors que ce tubercule est incorporé au postérolophe dans la dent de Banda Daud Shah. Une forme voisine ou identique à cette dernière a été retrouvée dans la Lower Manchar Formation et attribuée à un *Atlantoxerus* (de Bruijn & Hussain 1984). Aucune espèce actuelle du genre *Atlantoxerus* ne présente de mésostylide, formation qui est présente dans la pièce de Li et celle de Banda Daud Shah. Les deux spécimens du Miocène doivent vraisemblablement appartenir à deux espèces voisines, voire deux genres voisins.

Superfamille CTENODACTYLOIDEA Tullberg, 1899

Famille DIATOMYIDAE nov. fam.

GENRE-TYPE. — *Diatomys* Li Chuan Kuei, 1974.

AUTRE GENRE INCLUS. — ? *Fallomus.*

DISTRIBUTION. — Miocène inférieur et moyen d'Asie orientale (Pakistan, Thaïlande, Chine, Japon).

DIAGNOSE. — Crâne dépourvu de foramen infraorbitaire de type hystricomorphe. Formule dentaire 1013/1013. Molaires relativement grandes, brachyodontes, bilophodontes, à usure plane et conservant des racines distinctes (quatre le plus souvent). La m3 est la dent la plus longue. Prémolaires sensiblement aussi longues que les premières molaires, mais moins larges ; prémolaire inférieure triangulaire, munie de trois racines, présentant cinq cuspides sur les dents non ou peu usées, les trois cuspides antérieures fusionnant rapidement en un lophide unique en forme de V. Incisives à émail de type multisérié. Coureur quadrupède à membre antérieur de longueur normale et à membre postérieur non adapté au saut.

Genre *Diatomys* Li Chuan Kuei, 1974

ESPÈCE-TYPE. — *Diatomys shantungensis* Li Chuan Kuei, 1974.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Diatomyidae conservant des dents lactéales persistantes. Absence de postéroconide aux dents jugales inférieures, absence d'antérostyle aux dents jugales supérieures, absence ou extrême réduction des cingulums antérieurs aux molaires supérieures.

Diatomys liensis Mein *et* Ginsburg, 1985 (Fig. 22)

Diatomys sp. Jaeger *et al.*, 1985 : pl. 1, fig. f.
Diatomys liensis n.sp. Mein *et* Ginsburg, 1985, figs 17-24.

TYPE. — p4 g (T Li 183) = 1,82 × 1,42 mm (figurée par Mein & Ginsburg 1985, fig. 20).

MATÉRIEL. — Environ 500 dents jugales (P4 = T Li 179, M1 = T Li 180, M2 = T Li 181, M3 =T Li 182) et 20 incisives (T Li 178) (Fig. 22A, B).
Humérus (T Li 188), extrémité distale.
Fémur (T Li 189), extrémité proximale.
7 astragales (T Li 190) (Fig. 22C).

TABLEAU 1. — Tableau de mesures des dents jugales de *Diatomys liensis* en millimètres.

		Longueur			Largeur		
	n	min..	moy.	max.	min.	moy.	max
P4	35	1,73	2,00	2,22	1,31	1,45	1,60
M1	32	1,70	1,99	2,23	1,65	1,86	2,01
M2	28	1,94	2,12	2,26	2,03	2,24	2,42
M3	50	1,75	2,02	2,35	1,94	2,18	2,38
p4	34	1,85	2,00	2,26	1,33	1,44	1,62
m1	33	1,82	2,00	2,10	1,63	1,78	1,94
m2	50	1,96	2,17	2,39	2,01	2,19	2,44
m3	29	2,13	2,49	2,68	1,96	2,20	2,40

DIAGNOSE. — *Diatomys* plus petit que l'espèce-type ; présence d'un ectostylide dans deux tiers des m1 ; absence ou extrême réduction du cingulum antérieur des P4. Absence ou extrême réduction du cingulum postérieur des p4.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *D. liensis* se distingue de *D. shantungensis* par sa taille plus faible, par ses prémolaires supérieures au contour asymétrique dont l'angle mésiolabial est projeté en avant, par la présence fréquente de mésostylide. Elle se distingue de la forme non nommée de la Murree Formation (de Bruijn *et al.* 1981, pl. 3, fig. 7) par l'absence de mésostylide et de postéroconide aux p4. Elle diffère enfin de *Megapedetes* MacInnes, 1957 par une taille plus faible, par la grande profondeur de la vallée transversale aussi bien du côté labial que du côté lingual, par ses cuspides et ses racines mieux individualisées.

DESCRIPTION

L'incisive supérieure a pu être examinée en coupe longitudinale au microscope électronique à balayage ; elle montre un émail de type multisérié. En section, le contour est triangulaire, la bande d'émail épaisse occupe la face antérieure et ne revient que très légèrement sur les côtés (diamètres d'une section : 2,4 × 1,3 mm).

L'ultrastructure de l'émail de l'incisive supérieure a été examinée par J. Rodde, de la Faculté d'Odontologie de Lyon, qui en a conclu au type multisérié. Récemment, une étude plus complète sur l'émail des incisives des Pedetidae et des Ctenodactyloidea a été publiée par Martin (1995) qui constate la même structure multisériée chez *Diatomys*, *Megapedetes* et *Pedetes*, confortant notre hypothèse ancienne de la dérivation des Pedetidae à partir de *Diatomys*. Comme on le verra plus bas, cette hypothèse est caduque.

P4 : le bord antérieur oblique est plus développé du côté labial ; quelques spécimens montrent un léger bourrelet basal à cet endroit, différant en cela de *D. shantungensis* qui porte deux tubercules sur le cingulum basal. Sur les dents très fraîches, le paracône apparaît rond et le protocône elliptique et légèrement plus distal ; par usure, il y a fusion progressive de ces tubercules en un paralophe. Le métalophe, plus élevé, a une face antérieure concave ; sur les germes dentaires, on peut y distinguer un hypocône plus distal que le métacône et légèrement plus élevé ; on peut même noter un reste de postérolophe labial. Le côté labial de la dent est plus long que le côté lingual. La dent a quatre racines ; les deux racines antérieures sont souvent partiellement fusionnées par leur face postérieure ; les racines antérolabiale et postérolabiale sont les plus grosses. La muraille distale montre une facette de contact avec la M1, haute et étroite.

Ces dents sont totalement dépourvues de l'entérostyle présent chez *Fallomus*.

Notons ici que les dents qualifiées de prémolaires sont en réalité des dents lactéales persistantes. Il en est de même pour les p4.

M1 ; le bord antérieur n'est pas parfaitement transversal ; sa partie labiale est légèrement plus antérieure, montrant parfois un minuscule bourrelet basilaire labial, plus faible cependant que sur la P4. Le lophe antérieur est droit. Quand les dents sont un peu usées, il apparaît formé de deux surfaces d'usure elliptiques : une petite, en position linguale (le protocône), l'autre plus allongée, en position labiale (le paracône). Sur les dents plus usées encore, les deux surfaces d'usure se fusionnent. Le lophe postérieur, plus haut, est concave vers l'avant. Sur les dents un peu usées, on distingue une branche linguale et une branche labiale. Cette dernière est plus longue que la linguale. La vallée centrale entre les deux lophes a la même largeur et la même profondeur lingualement que labialement. Les dents sont plus longues que larges. La racine antérolabiale est la plus grosse des quatre racines.

M2 : ces dents ont une morphologie très semblable à celle des M1, mais leur largeur dépasse leur longueur, leur couronne est plus haute, les

murailles distales plus courbes et les racines ont une implantation légèrement oblique tandis que celles des M1 étaient verticales. Le lophe postérieur est moins courbé que sur M1.
M3 : sur ces dents la moitié postérieure est réduite ; le bord labial est plus long que le bord lingual. Le premier lophe est coudé en V avec une nette indentation au milieu de sa face postérieure ; le deuxième lophe, court, est le plus souvent transversal. Sur les dents fraîches, on reconnaît le métacône rond et isolé, plus petit que l'hypocône. Une dent montre une connexion linguale étroite et haute entre les deux lophes. Les racines postérieures sont en grande partie fusionnées et divergent fortement vers l'arrière. La racine antérolabiale est la plus antérieure ; elle est parfois dédoublée. Le pourcentage des germes dentaires est plus élevé que pour les autres dents, dénotant un probable retard à l'irruption de M3. La variabilité de taille est considérable, l'ellipse de répartition (L/l) englobe largement l'ellipse de M2.
i1 : l'incisive inférieure a une section plus elliptique que la supérieure ; elle présente une légère torsion longitudinale et sa bande d'émail montre une très légère côte en relief en son milieu (diamètres d'une section : 2,0 × 1,45 mm). L'ultrastructure de son émail est identique à celle de l'incisive supérieure.
p4 : c'est une dent triangulaire munie de trois racines dont deux postérieures, la racine linguale étant la plus grosse. Les cuspides linguales sont plus hautes que les labiales. Sur les dents faiblement usées on peut reconnaître cinq cuspides. L'antéroconide rond est relié au métaconide elliptique. Le protoconide, également elliptique et légèrement plus distal que le métaconide, est isolé sur les germes dentaires ; avec l'usure il rejoint labialement l'antéroconide (deux dents sur quatre-vingt-dix-sept montrent une connexion transversale entre le protoconide et le métaconide). L'usure augmentant, ces trois cuspides fusionnent pour former une crête en V dont la branche labiale est légèrement plus longue. Une grande vallée transversale sépare les trois tubercules antérieurs des deux tubercules postérieurs. Les deux tubercules postérieurs sont toujours reliés ; l'entoconide est plus gros et moins distal que l'hypoconide. L'usure de la dent transforme ces deux cuspides en une crête transversale, mais un sillon médian persiste souvent sur la face postérieure de ce lophide, indiquant la limite des deux cuspides fusionnées. Deux dents sur quatre-vingt-dix-sept montrent un très faible bourrelet basal postérieur, vestige d'un cingulum. Or ce cingulum est très nettement reconnaissable sur le spécimen de Shanwang (Li Chuan Kuei 1974, fig. 1) ainsi que sur les spécimens de Shuanggu. Une facette de contact avec la m1 s'observe sur la moitié inférieure de la muraille distale. Le protoconide émet généralement une crête descendante labiale postérieure, parfois élevée, plus rarement isolée sous forme d'un ectostylide. Il peut y avoir également une crête labiale antérieure du protoconide, qui tend à se réunir à l'antéroconide.
La dent de Murree figurée par de Bruijn *et al.* (1981, pl. III, fig. 7) sous la désignation de « ? Chapattimyidae ? Cricetidae sp. » est interprétée ici comme une p4 g. Elle diffère de la dent correspondante de Li par la présence d'un gros mésostylide et d'un postéroconide net. La p4 de *Diatomys liensis* diffère de celle de *D. shantungensis* par son lophide postérieur rectiligne, la position non reculée et l'isolement (sur les dents peu usées) du protoconide, ainsi que par ses dimensions plus faibles.
m1 : leur largeur est plus faible que leur longueur ; la muraille mésiale présente souvent un léger bourrelet basal. Le lophide antérieur est nettement recourbé sur son bord labial ; le lophide postérieur, rectiligne, plus court, se termine avant d'atteindre le bord labial. Sur cinquante-huit des quatre-vingt-dix dents examinées, on trouve sur ce bord une petite cuspide basilaire ronde (ectostylide).
Comme pour toutes les dents inférieures, les cuspides linguales sont plus élevées que les cuspides labiales. Le lophide postérieur est plus bas que l'antérieur ; la différence du relief diminue par usure.
Comme pour les autres molaires inférieures, il y a quatre racines : les deux linguales sont plus grosses que les labiales.
m2 : elles se reconnaissent à leur très forte largeur. Le lophide antérieur est moins coudé sur le bord labial ; la cuspide accessoire labiale est moins fréquente. Souvent la racine antérolabiale devient bifide. Les racines postérieures, surtout la labiale, ont une implantation divergente.

Comme pour les m1, les m2 présentent une facette de contact sur la face distale ; cette facette est toujours située assez bas sur la couronne.
m3 : les m3 se reconnaissent à l'absence de facette de contact sur la face distale et à la fusion plus ou moins prononcée des deux racines postérieures qui divergent vers l'arrière. Ces dents sont les plus longues de la série inférieure ; leur largeur est intermédiaire entre celle des m1 et celle des m2.

Squelette
Quelques éléments du squelette appendiculaire ont pu être attribués à *Diatomys liensis*, grâce à trois arguments convergents : (1) leur morphologie est typiquement celle d'un rongeur ; (2) *Diatomys* est d'une taille très largement supérieure à celle de tous les autres rongeurs du gisement et les ossements retrouvés lui correspondent dimensionnellement ; (3) la relative abondance de ces restes osseux convient enfin à *Diatomys liensis*, qui est, après *Potwarmus thailandicus*, l'animal le plus abondant du gisement.

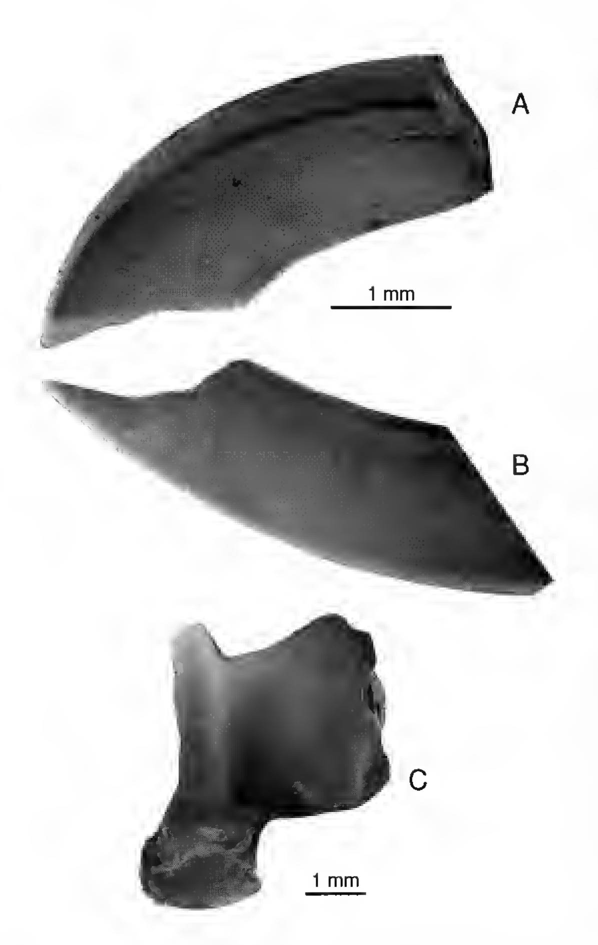


FIG. 22. — *Diatomys liensis* : **A**, I1 droite (T Li 178), face interne ; **B**, I1 gauche (T Li 178), face externe ; **C**, astragale gauche (T Li 190), face proximale.

Humérus. Il est représenté par une extrémité distale. Celle-ci est très aplatie antéro-postérieurement comme chez de nombreux rongeurs, tels *Ctenodactylus*, *Felovia*, *Marmota*, *Geomys*, *Sciurus* ou *Hypogeomys*, à l'encontre d'autres rongeurs comme *Cavia*, *Pedetes* ou *Megapedetes*. La surface d'articulation avec les os de l'avant-bras est relativement simple et allongée transversalement comme chez *Sciurus*, *Ctenodactylus* et les carnivores ; mais moins que chez *Geomys*. L'entépicondyle est bien développé comme chez *Marmota*, *Sciurus*, mais un peu moins que chez *Ctenodactylus* et *Massouteria*. Il y a une arcade entépicondylienne comme chez *Sciurus*, *Glis* et de nombreux rongeurs, à l'encontre de *Marmota*, *Geomys*, *Pedetes*, *Megapedetes* et *Ctenodactylus*. L'extrémité proximale de cette arcade est située sur une crête qui se trouve à l'aplomb de la lèvre interne de la trochlée articulaire. Une telle disposition est curieusement identique à celle du rat de Gambie (*Cricetomys*). Il existe un foramen supratrochléen. La face postérieure de l'os est très plate et la fosse olécranienne peu profonde et allongée transversalement. Cette fosse est dominée proximalement par un petit plateau marqué par une très légère dépression qui correspond à la surface d'insertion du muscle anconeus brevis. Finalement l'humérus, dans sa partie distale, ressemble plus à celui de *Sciurus* et d'*Hypogeomys*. Il ressemble assez à celui de *Ctenodactylus* dont il se différencie surtout par la présence d'une arcade entépicondylienne et est par contre extrêmement éloigné de celui de *Geomys*.
Fémur. Il est représenté par une extrémité proximale. La tête est relativement bien détachée du corps de l'os, le grand trochanter est sensiblement plus élevé. Il est de plus usé sur notre spécimen et il devait être nettement plus haut. La fosse digitale est profonde, courte, peu haute. Le deuxième trochanter (ou trochin) est fort et bien en relief sur la face postérieure de la diaphyse ; il n'est absolument pas déporté médianement.

Cette disposition est rare chez les rongeurs, chez qui, en général, le trochin est très étalé médianement (par exemple chez *Felovia, Sciurus, Geomys, Pedetes*). Il se rapproche morphologiquement plus de celui de *Cavia* et des artiodactyles. Le fémur de *Ctenodactylus* semble occuper une position intermédiaire, avec une tête articulaire moins détachée du corps de l'os qu'à Li, une fosse digitale assez semblable, mais un trochin plus poussé médialement.

Astragale. Il est représenté par sept spécimens. (Le spécimen figuré mesure : L totale = 5,33 mm ; l corps = 3,88 mm ; l tête naviculaienne = 2,23 mm). L'os est ramassé sur lui-même et trapu. La tête est courte et non régulièrement ronde, mais sa surface articulaire montre, en *norma verticalis*, une partie antérieure allongée transversalement et une partie interne assez brusquement perpendiculaire à la première, comme chez *Ctenodactylus* et *Massouteria*. Le col est très court. Le corps de l'os est subcarré, cependant plus large que long. La poulie articulaire avec le tibia est profonde et la lèvre interne étroite et très pincée. Sur la face inférieure, les deux surfaces d'articulation avec le calcanéum sont bien séparées, comme chez les carnivores, la plupart des rongeurs, contrairement à *Ctenodactylus, Felovia* et *Massouteria* chez qui ces deux surfaces articulaires sont fondues en une seule. Par ses proportions générales, l'astragale de *Diatomys* ne diffère de celui de *Geomys* que par un col plus court et une curieuse crête osseuse reliant la partie latérale de la tête de l'astragale à l'avant de la trochlée. Par contre, nos astragales de Li sont très différents de ceux de *Pedetes* et *Megapedetes* chez qui l'adaptation au saut se marque par un extrême allongement du col, une tête sans articulation médiane, une surface articulaire calcanéenne antérieure très étroite, aux dépens de la postérieure, beaucoup plus large et profonde. Cette adaptation au saut est ancienne puisqu'elle existe déjà chez *Megapedetes pentadactylus* du Miocène inférieur de Rusinga Island (MacInnes 1957) et chez *Parapedetes namaquensis* d'Elisabethfeld dont l'âge est estimé à 20 Ma (Mouret-Chauviré *et al.* 1996).

Discussion

Lors de la création de l'espèce *D. liensis* en 1985, nous avons rapporté le genre *Diatomys* aux Pedetidae en raison de la grande similitude de la morphologie dentaire, tant sur les prémolaires que sur les molaires. Les *Megapedetes* montrent par rapport à *Diatomys* un début d'hypsodontie qui peut être responsable de la réduction du nombre des racines et d'une usure des lophes produisant des surfaces planes au lieu de surfaces obliques. Mais en l'absence d'autres arguments, en particulier de l'adaptation au saut, si caractéristique des Pedetidae, ces ressemblances dans la morphologie dentaire pourraient également refléter une simple convergence au lieu d'expliquer une parenté phylétique.

L'astragale de *Diatomys liensis* ne montre aucun caractère d'adaptation au saut, et la partie antérieure du squelette de *Diatomys shantungensis*, trouvée en connexion avec le crâne (Li Chuan Kuei 1974, pl. II), montre un membre antérieur ayant les proportions normales pour un rongeur quadrupède non sauteur, alors qu'il est très réduit chez les Pedetidae, qui ont acquis la bipédie par bonds dès le Miocène inférieur. *Diatomys* est d'autre part, par sa morphologie dentaire, bien différent des Geomyidae avec lesquels Li Chuan Kuei l'avait comparé, et différent aussi des Chapattimyidae, à l'intérieur desquels Flynn *et al.* (1986) placent le genre *Fallomus*, qui selon nous est assez voisin de *Diatomys*. Aussi concluons-nous que ces deux derniers genres, ou tout au moins le dernier, constitue(nt) une famille particulière, que nous nommons les Diatomyidae nov.

Le genre *Fallomus* ne semble différer de *Diatomys* que par une structure dentaire un peu plus complexe (conservation d'un mésostyle à P4 ainsi que d'un ectostylide et d'un cingulum antérieur aux dents jugales inférieures) et la présence de dents lactéales soumises à remplacement. Il constitue un bon ancêtre plausible pour *Diatomys*.

Superfamille Muroidea Miller *et* Gidley, 1918
Famille Cricetidae Rochebrune, 1883
Genre *Democricetodon* Fahlbuch, 1964

Espèce-type. — *Cricetodon minor* Lartet, 1851 = *Democricetodon brevis crassus* Freundenthal, 1969.

Democricetodon kaonou n.sp. (Fig. 23A)

Democricetodon sp. – Mein *et al.* 1990, fig. 8.

TYPE (et pièce unique). — m1 d (T Li 191) = 1,41 (et non 1,14 comme il a été écrit par erreur en 1990) × 0,85 mm (Fig. 23A).

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

DERIVATIO NOMINIS. — De deux mots thaï : *kao*, ancien et *nou*, la souris.

DIAGNOSE. — *Democricetodon* relativement grêle, à mésolophide bien développé et entomésolophide présent.

DESCRIPTION

La m1 serait complète si l'émail n'avait pas disparu à l'avant du côté labial. Elle peut cependant servir de type. Cette dent présente les caractères du genre *Democricetodon* : mésolophide moyen, sinuside médian, présence d'un ectomésolophide. Le mésolophide est ici plutôt long. La connexion antéroconide-protoconide est linguale et le métalophulide, à orientation parfaitement transversale, rejoint l'antérolophulide. Un vestige de cingulum basal est encore visible.

DISCUSSION

La présence d'un ectomésolophide et l'importance moyenne du mésolophide n'existent chez aucune espèce actuellement connue de *Democricetodon*, excepté *D. kohatensis* qui est cependant d'une taille très nettement supérieure. Il s'agit donc d'une espèce nouvelle, qui semble bien être l'ancêtre de *D. kohatensis*. Wessels *et al.* (1982) ont signalé *D. kohatensis* dans le Chinji (localité 107, estimée à 12-13 Ma) et Lindsay (1987) l'a retrouvée dans des niveaux datés de 16 Ma.

La présence d'un ectomésolophide aux molaires n'est actuellement connue en Asie que sur les deux espèces *D. kaonou* et *D. kohatensis* et en Europe sur les espèces du groupe *D. gaillardi* (*D. gaillardi* et *D. brevis*). Mais chez ces formes européennes les dents sont larges, les lophides épais et le mésolophide long, alors que sur *D. kohatensis* et *D. kaonou* les dents sont plus étroites, les lophides amincis et le mésolophide de longueur moyenne. Il s'agit donc nettement de deux groupes distincts de *Democricetodon*, malgré sans doute d'étroits liens de parenté.

Genre *Spanocricetodon* Li, 1977

ESPÈCE-TYPE. — *Spanocricetodon ninjensis* Li, 1977.

Spanocricetodon janvieri n.sp. (Fig. 23B, C)

Spanocricetodon kahni de Bruijn *et al.* – Mein & Ginsburg 1985, fig. 16.
Democricetodon sp. – Mein *et al.* 1990, figs 6, 7, *non* fig. 8.

TYPE. — M2 d (T Li 192) = 1,21 × 1,12.

NIVEAU-TYPE. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

LOCALITÉ-TYPE. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

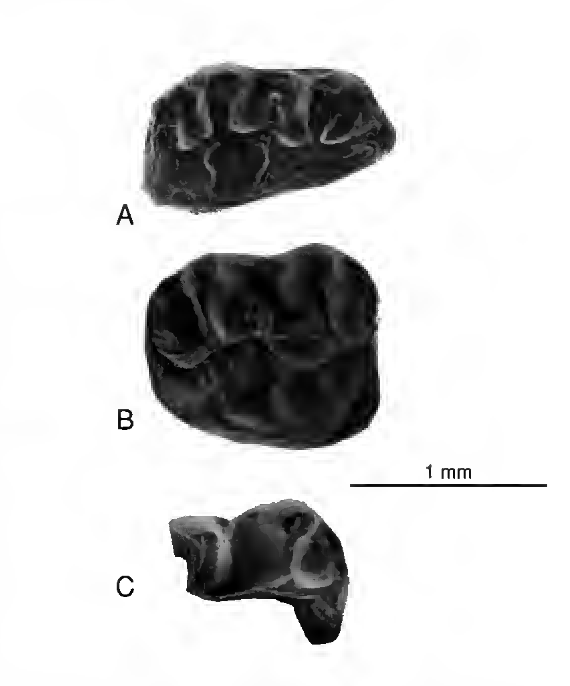


FIG. 23. — **A** : *Democricetodon kaonou* n.sp., m1 droite (T Li 191, holotype). **B**, **C** : *Spanocricetodon janvieri*, **B**, M2 droite (T Li 192, holotype) ; **C**, m1-2 gauche (T Li 195).

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur de Philippe Janvier, qui nous a incité à aller rechercher des mammifères en Thaïlande.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M2 d (T Li 192, holotype) = 1,21 × 1,12 (Fig. 23B).
M2 g (T Li 193) = 1,23 × 1,12 (Mein & Ginsburg 1985, fig. 16).
M2 g (T Li 193) = 1,35 × 1,16 (Mein *et al.* 1990, fig. 6).
M2 g (T Li 193) = 1,14 × [1,06].
M3 d (T Li 194), fragment antérolabial.
m1-2 g (T Li 195), fragment postérieur (Fig. 23C).
m3 g (T Li 196) = 1,19 × ? (Mein *et al.* 1990, fig. 7).

DIAGNOSE. — *Spanocricetodon* de grande taille (plus grand que toutes les espèces actuellement décrites), dont les molaires, principalement M2, ont des lophes et lophides extrêmement minces tandis que les cuspides sont repoussées vers le bord de la dent (bord lingual pour les dents inférieures et bord labial pour les dents supérieures) ; m3 dépourvue de mésolophide.

DESCRIPTION

M2 est représentée par quatre spécimens homogènes par leur morphologie. Les cuspides labiales ne sont renflées que dans la portion labiale et se prolongent par des lophes bas et étroits. Le paracône est relié à la crête longitudinale par un protolophule double dans trois dents sur quatre et la connexion antérieure, qui s'insère sur la préprotocônecrista, est plus haute que la connexion postérieure reliée à la postprotocônecrista au point d'inflexion du sinus ; cette connexion postérieure, sur une des trois dents à protolophule double, atteint la base du mésolophide ; la quatrième dent, à protolophule simple, montre une connexion postérieure incomplète qui, partant de la crête longitudinale, n'atteint pas le protocône. Le protolophule antérieur et le métalophule sont parallèles et très peu inclinés vers l'avant. Le mésolophe est de longueur moyenne. Il peut être aussi élevé que les lophules un peu plus bas. Une dent montre deux minuscules crêtes parallèles dans le fond du mésosinus entre le mésolophe et le métalophe. Le cingulum antéro-lingual est bien développé sur deux dents ; il est limité à sa partie antéro-linguale sur la troisième et complètement atrophié sur la quatrième. Le sinus est d'orientation transversale sur deux dents, et incliné vers l'avant sur les deux autres.

La cuvette centrale du mésosinus peut renfermer des petites crêtes supplémentaires transversales : une en avant du mésolophe sur une dent, deux en arrière du mésolophe sur une deuxième dent ; les deux dernières dents n'ont pas de crête supplémentaire. Enfin, le bord labial de la dent est légèrement relevé entre le paracône et le métacône.

La structure de ces M2 est très comparable à celle de *Spanocricetodon khani*. Elles s'en distinguent néanmoins par une taille plus forte.

Le fragment de M3 est trop incomplet pour montrer des caractères notables.

Le fragment de m1-2 consiste en un arrière de dent montrant la portion linguale à partir du métaconide et la portion labiale à partir de l'hypoconide. Le métaconide semble parfaitement transversal et la vallée postérieure (postérosinuside) est beaucoup moins profonde que la vallée centrale (= mésosinuside). L'entoconide est renflé uniquement dans sa partie linguale et est relié à la crête longitudinale par un hypolophulide transversal et très mince aboutissant en avant à l'hypoconide. Enfin, la dent est totalement dépourvue de mésolophide. Ce caractère l'écarte sans conteste du genre *Democricetodon*.

La m3 (Mein & Ginsburg 1990, fig. 7) a la structure de M3 de *Democricetodon* et de *Spanocricetodon* mais est totalement dépourvue de mésolophide et semble bien appartenir à la même forme que la m1-2 précédente.

DISCUSSION

Toutes les dents décrites ci-dessus ont en commun une forte taille et des cuspides (labiales pour les dents supérieures, linguales pour les inférieures) renflées dans leur portion périphérique et reliées à la crête longitudinale par des lophes (et lophules) très étroits.

La m1-2, dépourvue de mésolophide, ne peut de ce fait être attribuée à un *Democricetodon*. Nous la rattacherons au genre *Spanocricetodon*, qui présente ce même caractère. Les quatre M2 et la m3 ne présentent aucun caractère qui s'oppose à cette détermination et, tant morphologiquement que dimensionnellement, forment un ensemble homogène. Aussi attribuerons-nous l'ensemble du matériel à *Spanocricetodon*, genre actuellement connu uniquement en Asie. Remarquons pour finir que le *Spanocricetodon* de Li Mae Long, le

plus grand des *Spanocricetodon* connus, est à peine plus petit que le *Democricetodon franconicus*, qui est le plus ancien (Burdigalien d'Erkertshofen) *Democricetodon* d'Europe, et dont le mésolophe est plus court.

Famille RHIZOMYIDAE Miller *et* Gidley, 1918
Genre *Prokanisamys*
de Bruijn, Hussain *et* Leinders, 1981

ESPÈCE-TYPE. — *Prokanisamys arifi* de Bruijn, Hussain *et* Leinders, 1981.

Prokanisamys benjavuni
(Mein *et* Ginsburg, 1985)
(Fig. 24)

Kanisamys benjavuni n.sp. Mein *et* Ginsburg, 1985, figs 10-15.
pars ? *Prokanisamys benjavuni* (Mein *et* Ginsburg) – Jacobs *et al.* 1989, *non* fig. 7.

TYPE. — m3 gauche (T Li 203) = 1,87 × 1,68 (figurée Mein & Ginsburg 1985, fig. 15).

MATÉRIEL. — Dents mesurables :
19 M1 (T Li 197) (Fig. 24A).
14 M2 (T Li 198).
14 M3 (T Li 199).
14 m1 (T Li 200).
17 m2 (T Li 201).
8 m3 (T Li 202) (Fig. 24B).
m3 g (T Li 203, holotype) (Fig. 24C).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Espèce du genre *Prokanisamys* différant de *Prokanisamys arifi* par des M1 plus petites et des M3 plus grandes, une hypsodontie plus forte tout en restant modérée, des surfaces occlusales peu concaves par suite du développement de la lophodontie. Grande réduction de l'antérolophide qui disparaît même complètement sur m3. Hypolophulides jamais obliques vers l'arrière.

DESCRIPTION

La M1 montre une muraille linguale plus oblique que la muraille labiale et se poursuivant davantage vers le bas, si bien qu'en vue distale le bord lingual paraît bien plus développé (ce qui est classique chez beaucoup de dents semi-hypsodontes). Elle est également plus haute sur les dents non usées tant à l'arrière qu'à l'avant.

TABLEAU 2. — Tableau de mesures des molaires de *Prokasinamys benjavuni* en millimètres.

	Longueur				Largeur			
	n	min.	moy.	max.	n	min.	moy.	max.
M1	19	1,66	1,80	2,00	19	1,27	1,49	1,64
M2	14	1,54	1,66	1,80	13	1,47	1,58	1,72
M3	14	1,30	1,48	1,66	13	1,32	1,44	1,60
m1	13	1,65	1,83	2,00	14	1,10	1,23	1,40
m2	16	1,61	1,79	1,97	15	1,27	1,49	1,63
m3	7	1,57	1,78	1,93	9	1,33	1,47	1,70

L'antérolophe forme une crête transversale relativement courte et, sur les dents non usées, on peut y reconnaître deux petits antérocônes faiblement individualisés (un antérocône lingual et un antérocône labial). La liaison antérolophe-protocône est haute. Les vallées labiales présentent une certaine tendance à s'oblitérer avec l'usure de la dent. Le mésosinus est généralement plus profond que l'antérosinus. Le postérosinus, au contraire, n'est visible que sur les dents non usées, se transforme en postérofossette sur les dents légèrement usées et disparaît à un stade d'usure plus avancé. La crête longitudinale est en continuité directe avec le protolophule, tandis que la crête de liaison avec le protocône est plus basse et plus fine. Le protocône forme une cuspide oblique et le sinus qu'il délimite est très proverse (c'est-à-dire oblique vers l'avant). Quatre dents présentent un mésolophe court dirigé vers l'arrière, dix-neuf en sont totalement dépourvues. Le métalophule se recourbe distalement et rejoint le postérolophe. Un spécimen montre un métalophule vestigial et libre ; dans ce cas, le métacône est fortement relié au postérolophe. Sur une dent absolument non usée existe un léger abaissement entre l'hypocône et le postérolophe. Les dents sont triradiculées ; la racine linguale, bien développée, présente un sillon sur sa face externe ; la racine postéro-labiale est la plus petite ; la racine antérolabiale a un axe oblique.
On remarquera que les dents les plus larges sont toujours au moins moyennement usées.
M2 : les spécimens non usés ont un profil occlusal rectangulaire qui tend à devenir carré avec l'usure. On observe la même disposition relative

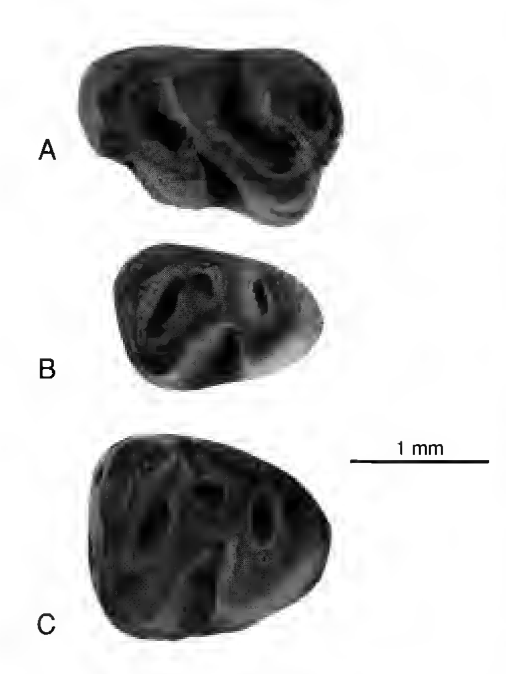


FIG. 24. — *Prokanisamys benjavuni* : **A**, M1 gauche (T Li 197) (1,87 x 1,47 mm) ; **B**, m3 gauche (T Li 202) (1,57 x 1,31 mm) ; **C**, m3 gauche (T Li 203, holotype) (1,87 x 1,68 mm).

des murailles externe et interne que sur M1. L'antérolophe, limité à sa partie labiale, est droit et se termine lingualement par un épaississement (antérocône) qui peut se poursuivte lingualement par une arête verticale plus ou moins nette. La M2 est dépourvue d'antérolophe lingual. Le protolophule, de direction transverse, rejoint la crête longitudinale à l'arrière du protocône sur la plupart des spécimens, à l'exception d'une dent sur laquelle le protolophe arrive face au protocône ; une autre dent est dépourvue de protolophe, montrant ainsi un paracône isolé.

La vallée labiale antétieure (= antérosinus) est souvent transformée en fossette par fermeture labiale sur les dents usées. La vallée médiane (mésosinus) a une ouverture plus profonde et ne s'obture labialement que sur les dents très usées. La vallée postérieure (postérosinus) est toujours téduite à une fossette dans les dents non usées et disparaît complètement dès que la dent est moyennement usée. Le mésolophe est généralement moyen et relativement épais. Sur trois dents, il est à peine indiqué. Les dents ont quatre racines par dédoublement complet de la racine linguale. De toutes les dents de *Prokanisamys benjavuni*, les M2 sont celles qui montrent la variabilité dimensionnelle la plus faible.

M3 est une dent arrondie, rétrécie en arrière et, comme la M2, dépourvue d'antérolophe lingual. Elle montre une petite arête verticale descendant de l'antérocône. Il y a une tendance générale précoce à la fermeture linguale du sinus, par une crête descendant de l'hypocône et déterminant une fossette linguale. La vallée antéro-externe est toujours transformée en fossette. Le protolophe aboutit le plus souvent à l'avant du protocône. Il existe généralement un mésolophe épais qui peut atteindre le bord lingual ; il est très court sur une dent, très bas et mince sur une autre et a totalement disparu sur une troisième. La vallée labiale médiane ne s'ouvre à l'extérieur que sur deux dents non usées ; partout ailleurs elle est transformée en une ou deux fossettes selon l'importance du mésolophe. La vallée postéro-labiale est également refermée en fossette, si bien que la plupart des dents montrent de quatre à cinq fossettes. Il y a trois racines ; la racine linguale, en position antérieure, est souvent partiellement fusionnée avec la racine antéro-labiale.

m1 est une dent allongée, tétrécie à l'avant, avec une muraille labiale plus oblique et plus haute que la muraille linguale. Sur les dents non usées l'arrière est plus haut que l'avant.

L'antéroconide forme une crête très peu renflée. Il jouxte toujours le métaconide en position haute. Cet antéroconide est également relié, dans la plupart des cas, au protoconide par une petite crête (antérolophulide) de position médiane. Dans quatre dents, cet antérolophulide n'existe pas ou est incomplet. Il existe un petit cingulum antéro-labial descendant de l'antéroconide et aboutissant sur la base antéro-labiale du protoconide. Le métalophulide, transverse, rejoint l'antérolophulide juste en avant du protoconide. Par usure, deux fossettides peuvent se former dans la partie antérieure de la dent, de part et d'autre de l'antérolophulide. Le métaconide est très allongé et se poursuit par une crête linguale, diminuant ainsi l'ouverture du mésosinuside. Il existe toujours un mésolophide de longueur moyenne à courte. Ce mésolophide peut, à son extrémité linguale, se recourber vers l'avant ; sur

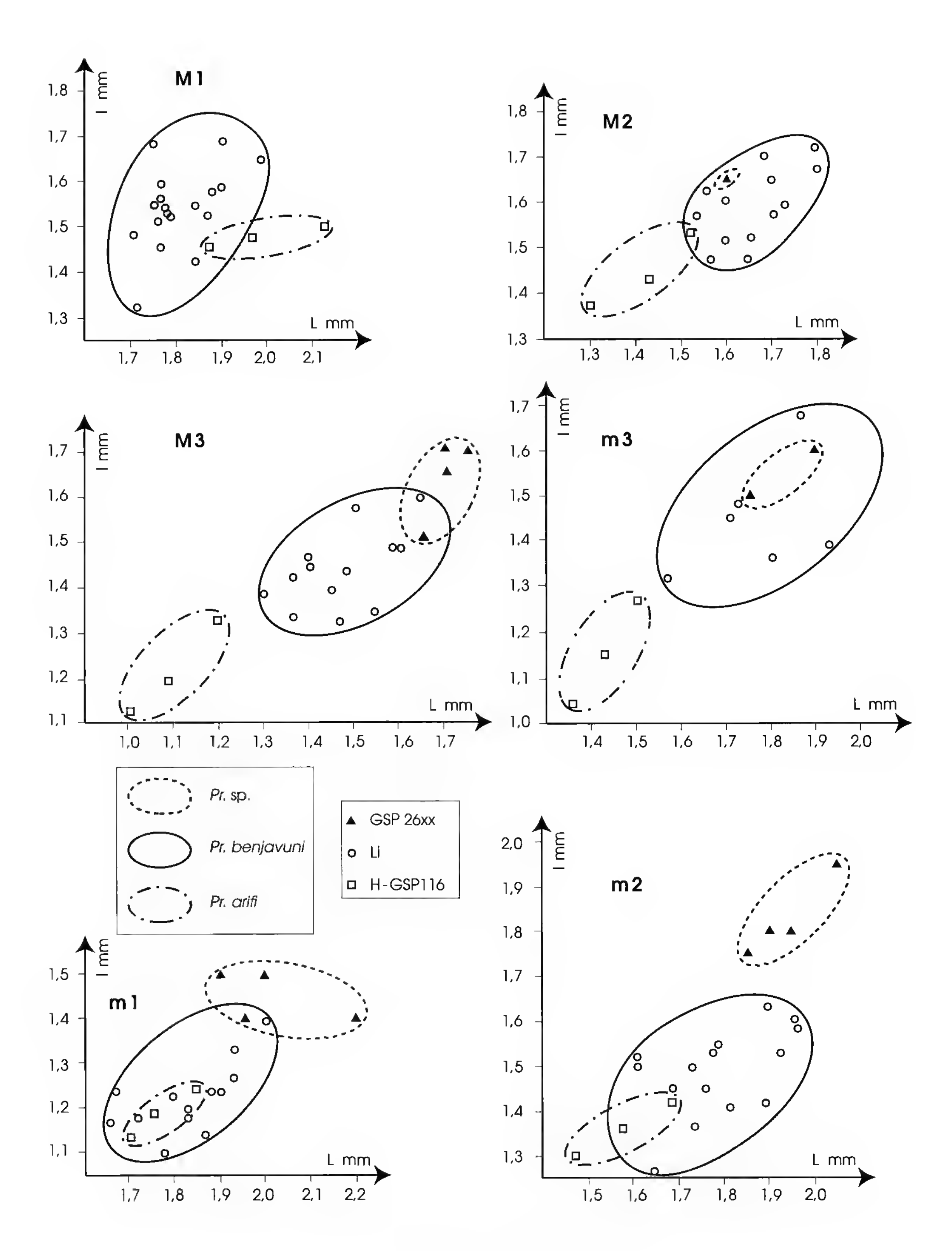


FIG. 25. — Diagrammes des molaires de *Prokasinamys*.

un spécimen cette partie recourbée rejoint l'antérolophulide, isolant ainsi une fossettide entre le mésolophide et le protoconide. Le sinuside est toujours très dissymétrique et tourné vers l'arrière. L'hypolophulide est transverse. Il rejoint la crête longitudinale juste à l'avant de l'hypoconide. Cet hypoconide se poursuit à l'arrière en un postérolophide qui s'abaisse lingualement avant de se refermer sur l'entoconide. La paroi labiale de l'hypoconide se poursuit en avant par une crête labiale descendante se refermant sur la base du protoconide. Cette dent est biradiculée ; la racine postérieure est toujours plus large que l'antérieure.

m2 est une dent rectangulaire, élargie selon les spécimens soit à l'avant, soit à l'arrière. La face labiale, bombée, a une hauteur latérale plus grande que la face linguale. Cependant, la couronne étant légèrement soulevée du côté lingual, c'est le métaconide qui se trouve le plus élevé sur les dents fraîches. Il existe un petit antérolophide labial formant une crête descendante et se reliant à mi-hauteur à la base du protoconide. Sur les dents plus usées, la vallée comprise entre l'antérolophide labial et le protoconide est transformée en une petite antérofossette qui disparaîtra à son tour sur les dents encore plus usées. Du côté lingual, la dent est généralement occupée par le métaconide et le métalophulide. Néanmoins, cinq dents montrent un vestige d'antérolophide lingual plus antérieur que le métaconide. Cet antérolophide lingual est toujours très mince et plus court que l'antéroconide. Une dent (Mein & Ginsburg 1985, fig. 14) montre une petite crête fine et basse reliant longitudinalement la base du métalophulide au mésolophide. Il y a un mésolophide moyen à court, épais, légèrement oblique vers l'avant en direction du métaconide. Sur un spécimen, ce mésolophide est transversal et rejoint l'entoconide. Le sinuside est fortement oblique vers l'arrière comme sur m1. L'hypolophulide est transverse et rejoint la crête longitudinale en avant de l'hypoconide. Ce caractère est différent de chez *Prokanisamys arifi* chez qui il est légèrement oblique vers l'arrière, contrairement à l'assertion de Jacobs *et al.* (1989 : 168). La crête longitudinale se rétrécit fortement au contact de l'hypoconide ; sur une dent l'hypoconide est même totalement isolé de cette crête. La face labiale de l'hypoconide peut se poursuivre antérieurement par une crête descendante qui limite l'ouverture du sinuside. L'ouverture de ce sinuside est très basse, si bien que même sur les dents bien usées, ce sinuside n'est jamais transformé en fossettide. L'hypoconide se poursuit en continuité vers l'arrière par un postérolophide qui se referme à mi-hauteur sur l'entoconide ; de ce fait, les dents moyennement usées auront une postérofossettide. La m2 est biradiculée. Les deux racines sont plus développées transversalement que sur la m1, en particulier la racine postérieure dont la largeur dépasse même celle de la couronne.

m3 est une dent rétrécie et moins haute à l'avant qu'à l'arrière. La face labiale est très inclinée et la face linguale verticale. La couronne est plus haute sur la face labiale que sur la face linguale. En vue frontale, le métaconide est la cuspide la plus haute. Il n'y a aucune trace d'antérolophide et c'est le métalophulide transversal qui forme le bord antérieur de la couronne. Le protoconide, très antérieur, occupe sur tous les spécimens l'angle antérolabial de la dent et la petite crête longitudinale est diagonale ; elle émet un mésolophide moyen dans cinq dents, court dans deux dents et inexistant dans quatre. Sur une dent existe une crête labiale descendant du sommet du protoconide et aboutissant à la base de l'hypoconide. L'hypolophulide est de direction légèrement postéro-labiale et rejoint la crête longitudinale à sa jonction avec l'hypoconide. Cette jonction est marquée par un rétrécissement de la crête. Sur une dent le mésolophide se courbe et se referme sur l'hypolophulide, formant ainsi une petite fossettide ; sur deux autres il est plus long et atteint le bord lingual, où il se referme sur une crête marginale reliant l'entoconide au métaconide. Cette crête marginale est pratiquement toujours présente et est parfois aussi haute que l'entoconide, et isole une mésofossettide dès le stade non usé. Le postérolophide s'abaisse à partir du postéroconide et se referme à mi-hauteur sur l'entoconide, isolant donc sur les dents usées une postérofossettide. La dent est biradiculée. La racine postérieure, de direction oblique, présente un sillon sur sa face antérieure tandis que la racine antérieure est très large, jusqu'à être aussi large que la couronne.

Discussion

En dépit d'une variabilité dimensionnelle relativement importante, en particulier celle des m3, l'unité morphologique ne permet pas d'envisager la présence de plus d'une espèce de Rhizomyidae dans le gisement de Li. Cette variabilité est nettement supérieure à celle de *Prokanisamys arifi*, ce que l'on peut expliquer par le développement de l'hypsodontie. En effet, l'hypsodontie a toujours tendance, par usure, à diminuer les longueurs et augmenter les largeurs. Il paraît de plus vraisemblable qu'au cours de la vie d'un individu, l'axe des dents pivote, modifiant l'aire de la surface occlusale. Un tel phénomène est d'ailleurs connu chez les périssodactyles semi-hypsodontes (Rhinocerotidae).

En 1985, nous avons attribué le Rhizomyidae de Li au genre *Kanisamys*. À l'époque, la seule m3 entière connue (et subséquemment choisie comme holotype) avait une longueur supérieure à celle des m1 que nous possédions. Depuis, notre échantillon s'est considérablement accru et il s'avère que la moyenne des longueurs des m3 est inférieure à celle des m1, ce qui correspond bien à la diagnose du genre *Prokanisamys*. Le changement d'attribution générique s'impose donc. Jacobs *et al.* (1989), disposant d'une hémi-mandibule avec les trois molaires conservées, ont d'ailleurs déjà proposé ce changement.

À propos du rapport de taille de m3 par rapport à m1, il nous semble qu'il serait judicieux de ne pas envisager le simple rapport des longueurs (Lm3/Lm1), mais celui des surfaces (L × l.m3/L × l.m1). Pour le *Prokanisamys arifi* H-GSP 111 de Banda Daud Shah au Pakistan étudié par de Bruijn *et al.* (1981), pour le *Prokanisamys benjavuni* de Li Mae Long et pour le spécimen GSP 26046 de la localité 640 étudié par Jacobs *et al.* 1989, ce rapport est le suivant :

P. arifi de Banda Daud Shah = 80

P. benjavuni de Li = 91

Spécimen GSP 26046 (loc. 640) = 96

La comparaison du *Prokanisamys benjavuni* de Li avec le spécimen GSP 26046 peut aller plus loin. Le degré d'hypsodontie de la M2 peut s'exprimer par le rapport de la hauteur sur la longueur. Pour la M2 paratype de *P. benjavuni* de Li (Mein & Ginsburg 1985, fig. 11), ce rapport est de 1,45/1,70 = 0,85. La M2 du Pakistan 26042, que nous avons pu examiner grâce à un excellent moulage, se trouve au même stade d'usure et a pour degré d'hysodontie 1,75/1,60 = 1,09. La dent du Pakistan est donc beaucoup plus hypsodonte et l'on aurait tendance à la considérer comme plus récente. Par contre, cette dernière dent présente une surface occlusale plus concave, avec les cuspides nettement en saillie au-dessus des lophes, tandis qu'à Li la surface est bien plus plane, les cuspides étant déjà grandement incorporées dans les lophes.

De même on note la persistance d'un antérolophide labial sur la m3 du spécimen GSP 26046 du Pakistan (*cf.* Jacobs *et al.* 1989, fig. 7), tandis que cette formation a disparu à Li. Ces deux caractères morphologiques indiqueraient un animal plus évolué à Li qu'au Pakistan. En présence de ces données contradictoires, on peut, ou on doit supposer que les deux Rhizomyidae considérés n'appartiennent pas à la même lignée.

De plus, l'examen des dimensions de chaque catégorie de dents montre des différences troublantes : si les m3 et la M2 du Pakistan tombent à l'intérieur des ellipses de Li, il n'en est pas de même pour les autres dents. Pour celles des m3 et de M3, les ellipses se chevauchent légèrement, tandis que celles correspondant à m2 sont très nettement séparées. Pour ces trois dents, la moyenne des longueurs est légèrement supérieure au Pakistan et la moyenne des largeurs encore plus supérieure au Pakistan. Le cas de la m2 est particulièrement démonstratif. Les cinq dents du Pakistan sont toutes plus larges que les quinze dents de Li. Les proportions de taille des dents de rang différent ne sont pas les mêmes sur la forme de Li et celle du Pakistan.

Flynn (1986) attache de l'importance à la surface occlusale des m2 pour démontrer la stase des différentes lignées. La surface (L × l) de la population de Li vaut 2,67 mm^2 tandis que celle de la moyenne des quatre dents dont il a donné les mensurations est de 3,54 mm^2, ce qui est un chiffre considérablement supérieur.

En conséquence, nous estimons que les spécimens étudiés par Flynn, et réunis par lui sous la dénomination de *Prokanisamys benjavuni*, non seulement ne correspondent pas à cette espèce, mais doivent appartenir à une, voire à plusieurs lignées différentes.

Famille DENDROMURIDAE Alston, 1876
Genre *Potwarmus* Lindsay, 1988

ESPÈCE-TYPE. — *Antemus primitivus* Wessels *et al.*, 1982.

Potwarmus thailandicus
(Jaeger, Tong, Buffetaut *et* Ingavat, 1985)

Antemus thailandicus n.sp. Jaeger et *al.*, 1985 : pl. I, fig. a-c. – Mein & Ginsburg, figs 1-6.

TYPE. — M1 gauche (Jaeger *et al.*, pl. I, fig. B).

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
168 M1 (T Li 204), 191 M2 (T Li 205), 81 M3 (T Li 206), 187 m1 (T Li 207), 208 m2 (T Li 208), 116 m3 (T Li 209) soit 951 molaires mesurables. Seules les dents en très bon état de conservation ont été mesurées.
Humérus d (T Li 210) distal, D médio-lat. = 3,0.
Cubitus g (T Li 211) proximal, D dorso-ventral, mesuré à la pointe de l'apophyse coronoïde = 1,35.
6 astragales d + 5 astragales g (T Li 212), L = 2,20-2,29-2,29-2,30-2,32-2,34-2,34-2,35-2,40-2,40-2,45.
6 calcanéums d + 2 calcanéums g (T Li 213), L = 3,9-3,95-3,98-4,0-4,02-4,07-4,12-4,27.

TABLEAU 3. — Tableau de mesures des molaires de *Potwarmus thailandicus* en millimètres.

		Longueur			Largeur		
	n	min.	moy.	max.	min.	moy.	max.
M1	51	1,42	1,62	1,82	0,93	1,03	1,14
M2	30	1,10	1,20	1,28	0,93	1,03	1,10
M3	39	0,78	0,85	0,91	0,84	0,91	0,98
m1	39	1,20	1,36	1,47	0,85	0,93	1,00
m2	33	1,12	1,22	1,29	0,90	1,01	1,08
m3	33	0,88	0,98	1,07	0,80	0,87	0,94

DESCRIPTION
Les molaires supérieures ont trois racines ; la racine linguale allongée mésio-distalement peut, sur la M3, fusionner avec la racine disto-labiale. Les fragments de maxillaire montrent que le foramen incisivum était mésial par rapport à l'alvéole de la racine antérieure de la M1, et que le palais était creux et large par rapport à la taille des dents.
M1 a un contour arqué, le bord labial étant concave. Tous les tubercules sont inclinés vers l'arrière, à l'exception de l'entostyle (t4) qui est vertical. L'antérocône est bien subdivisé en deux tubercules réunis par une crête basse ; sur le bord mésial de la dent, il y a un petit bourrelet cingulaire. De l'antérocône lingual part une crête cingulaire forte qui contourne le protocône et se termine dans le sinus. La terminaison distale de cette crête est généralement légèrement renflée. Quelques dents montrent un véritable entostyle, seule une dent sur quarante est totalement dépourvue de renflement. L'hypocône est plus distal que le métacône.
Les crêtes de liaison transversales protocône-paracône et hypocône-métacône sont basses. Des restes de crête longitudinale s'observent entre les tubercules majeurs, plus rarement à la base mésiale du protocône. Le bord labial peut présenter des petits bourrelets cingulaires à l'ouverture des vallées (antérostyle, mésostyle). Le postérolophe est long et bien net, jamais renflé en tubercule. Ces M1 diffèrent de celles d'*Antemus chinjiensis* et de *Potwarmus primitivus* par leur contour et la faiblesse du t4 qui n'est jamais isolé de la crête cingulaire linguale ; elles diffèrent de *P. minimus* par la taille plus grande et la quasi-absence de crête longitudinale.
M2 montre un antérolophe généralement isolé des cuspides majeures ; il est continu à partir du bord labial et se poursuit lingualement par un cingulum lingual jusque dans le sinus. Environ la moitié des dents montrent un épaississement en largeur et un renflement en hauteur (t4). La crête longitudinale est plus ou moins reconnaissable sur la moitié des dents sous la forme d'une crête peu élevée partant de la jonction métacône-hypocône et atteignant la base du protocône. Une dent montre une crête haute (antérolophule) partant du bord antérieur du protocône, atteignant l'antérolophe au milieu de la couronne. La M2 n'offre pas de différences notables avec celle de *P. primitivus.*
M3 possède un antérolophe continu sur le bord mésial ; parfois isolé (sept cas sur quatre-vingt), il est le plus souvent connecté à l'antérolophule. Au point de jonction avec l'antérolophule se développe parfois un petit renflement (deux cas sur quatre-vingt). Le paracône et le protocône sont réunis par une crête haute en chevron. Chez

A. chinjiensis, l'antérolophe ne conserve que ses deux extrémités (linguale et labiale). Le chevron, bien individualisé, est renflé en trois tubercules. Wessels *et al.* (1982 : 350) appliquent la nomenclature des Muridae en nommant ces tubercules t4, t5, t6. Les spécimens de Thaïlande permettent de comprendre que le tubercule central est de néoformation (antérocône) et n'est pas un protocône. Ce chevron pourrait se transcrire t5 - x - t6. L'arrière de la dent est très réduit en largeur ; on y reconnaît deux tubercules (hypocône et métacône) reliés par une crête de hauteur variable. Sept dents sur huit possèdent un court postérolophe rattaché à l'hypocône. La moitié des dents a conservé un endolophe, réunissant le protocône à l'hypocône. Aucune ne montre d'entostyle (t4). Une dent montre une crête cingulaire linguale. La structure de cette M3 rappelle celle de *P. primitivus*.

Toutes les molaires inférieures ont deux racines. m1 montre un antéroconide consistant en une crête plus ou moins basse, denticulée, avec souvent une légère bilobation à son sommet ; parfois cette crête se renfle en un petit tubercule. Le cingulum labial est très développé, partant presque au contact de l'antéroconide avec une terminaison légèrement renflée, et se poursuivant labialement au protoconide. Sur vingt-sept dents examinées, il s'arrête sur la face antérieure de l'hypoconide onze fois, et dans quatorze cas, il franchit labialement l'hypoconide pour fusionner avec le cingulum postérieur. Ce cingulum labial peut présenter un petit épaississement dans le sinuside. Les cuspides antérieures (protoconide et métaconide) sont verticales tandis que les cuspides postérieures (hypoconide et entoconide) sont légèrement penchées vers l'avant. Les connexions transversales entre couples de tubercules sont faibles et basses. Le métaconide n'est pas relié à l'antéroconide. Le cingulum postérieur forme une crête longue et basse. Quelques dents montrent en outre une petite crête cingulaire linguale entre métaconide et entoconide. La forme de l'antéroconide, celle du cingulum postérieur, la verticalité du couple protoconide-métaconide, les vestiges de crête longitudinale distinguent cette forme de *P. primitivus* et d'*A. chinjiensis*.
m2 est plus large à l'arrière qu'à l'avant. L'antérolophide labial est souvent isolé des cuspides majeures et rejoint parfois le métaconide ; il se poursuit par un cingulum labial qui contourne le protoconide et peut éventuellement rejoindre le cingulum postérieur (onze dents sur trente-cinq). Les tubercules labiaux sont ronds, les tubercules linguaux plus allongés transversalement. Des restes de connexion longitudinale peuvent s'observer entre la face postérieure du protoconide et le point de jonction hypoconide-entoconide, ainsi qu'à partir du cingulum postérieur en direction de la face linguale de l'hypoconide. Le maximum de largeur situé à l'arrière, le grand développement de la marge cingulaire et de son cingulum distinguent cette forme des autres *Antemus*.
m3 est une dent relativement grosse, de contour triangulaire, et à moitié postérieure très réduite. L'antérolophide est continu depuis la base mésiale du métaconide sur neuf dents. Sur huit autres dents, il est interrompu mésialement au protoconide et subdivisé en une partie transversale (antérolophide lingual) qui n'atteint pas le bord lingual de la dent et une partie arquée (antérolophide labial) qui rejoint la base labiale du protoconide. Dans onze dents sur dix-sept, le cingulum labial franchit le protoconide et atteint la base de l'hypoconide ; dans les six autres cas un cingulum labial limité occupe le sinuside. L'hypoconide est en position médiane, l'antéroconide réduit est rejeté sur le bord lingual en position plus mésiale ; ces deux tubercules sont généralement unis par une petite crête. Un spécimen est dépourvu d'entoconide. L'existence d'une portion linguale à l'antérolophide caractérise cette espèce.
Quelques portions de mandibules ont été recueillies, elles montrent que le diastème est oblique et peu profond. La crête massétérienne supérieure est à peine indiquée ; elle se termine mésialement sans renflement en dessous de la racine antérieure de la première molaire, à la même hauteur que le foramen mentale mais non à son contact. L'incisive inférieure est lisse et n'est pas particulièrement grêle. Le foramen mentale est légèrement visible en vue occlusale. La branche montante de la mandibule prend naissance à la limite entre m2 et m3.

Squelette
Quelques éléments du squelette ont pu être attri-

bués à *Potwarmus thailandicus*. Nous les avons principalement comparés au Dendromurinae *Deomys ferrugineus*.

Humérus. Représenté par une extrémité distale, il est extrêmement proche de *Deomys ferrugineus* : même aplatissement dorso-ventral, même étirement transversal (ou médio-latéral) de la fosse olécrânienne et de l'articulation avec l'avant-bras, même importance de l'entépicondyle (= épicondyle médial) et même présence d'une arcade entépicondylienne. Il y a cependant quelques différences : sur le fossile de Li l'ouverture du canal de l'arcade entépicondylienne est plus large, la lame épicondylienne, sur laquelle s'insèrent les muscles extenseurs des doigts et du métacarpe, un peu moins développée, et le condyle articulaire d'articulation avec le radius plus rond. Ce dernier point suggère une facilité plus grande dans les mouvements de pronation-supination pour l'animal de Li. Un autre Dendromurinae, *Steatomys*, montre par contre un humérus totalement dépourvu d'arcade entépicondylienne, mais avec une crête épicondylienne latérale bien plus développée que chez *Deomys*. L'os complet est aussi beaucoup plus court.

Cubitus. Représenté par une moitié proximale, il présente le même profil latéral que *Deomys ferrugineus*, ainsi qu'un olécrâne de même proportion, avec une face interne (ou médiale) plane et limitée de la face dorsale par une crête aiguë ; mêmes proportions également de la grande et de la petite cavités sigmoïdes et même carène aiguë limitant la face latérale de la face médiale sur toute la longueur de l'os en dessous des surfaces sigmoïdes. Il y a aussi quelques différences : notre fossile est plus étroit latéro-médialement, la face latérale est creusée d'un sillon plus large et, sur la face médiale, juste sous la grande cavité sigmoïde existe une petite fosse nettement plus importante et plus creuse.

Astragale. Il a les mêmes proportions générales que celui de *Deomys ferrugineus*. Le corps de l'os en a les proportions et la poulie tibiale en a les mêmes caractéristiques, avec un axe très déplacé médialement et une lèvre médiale étroite et serrée. La tête a aussi les mêmes proportions. Le col a la même morphologie, avec, en particulier, la même crête oblique rejoignant la partie plantaire de la lèvre latérale et la poulie tibiale. Sur la face plantaire, les deux surfaces articulaires avec le calcanéum sont identiques, la médiale étroite et allongée, la latérale large et oblique, et sont séparées l'une de l'autre par un large sillon. La seule différence avec l'astragale de *Deomys* est un col un peu plus court. La surface navicularienne semble également montrer une facette articulaire médiale (perpendiculaire à la facette principale orientée distalement) un peu plus réduite.

Calcanéum. Il montre, par rapport à *Deomys*, les mêmes proportions entre les deux surfaces articulaires avec l'astragale, la même morphologie de la surface articulaire avec le cuboïde, le même sustentaculum tali mince et la même carène aiguë séparant, sur la face proximale, la face latérale de la face médiale du manubrium. Si ces détails morphologiques sont identiques, les proportions générales sont par contre différentes par allongement général de la forme actuelle. Le manubrium de la *Deomys* est plus allongé, ainsi que la partie située en avant des surfaces articulaires astragaliennes. Cet allongement correspond bien à celui observé plus haut sur le col de l'astragale. L'allongement du calcanéum n'est cependant pas la règle chez les Dendromurinae actuels puisque chez *Steatomys*, le calcanéum est encore plus court que chez le *Potwarmus* de Li, il en est de même pour le col de l'astragale.

Discussion

Potwarmus thailandicus montre des caractères nettement archaïques par rapport à *Antemus chinjiensis* Jacobs, 1977 et *Potwarmus primitivus* Wessels *et al.*, 1982 : vestiges des crêtes longitudinales, grandes crêtes cingulaires très peu renflées en tubercules, m3 et M3 comparativement moins réduites. Cette forme peut constituer un ancêtre plausible pour les deux espèces de Chinji. De Bruijn & Hussain (1984 : 194) mentionnent dans le site 81.14 de la Lower Manchar Formation un *Antemus* sp. dont la description succincte semble bien correspondre avec celle de *P. thailandicus*.

Jacobs (1977) et Wessels *et al.* (1982) ont souligné les affinités d'*Antemus* avec les Muridae. Jaeger *et al.* (1985) ont montré les affinités d'*Antemus* avec les Dendromurinae. Il est en effet très vraisemblable que les Dendromurinae proviennent de *Potwarmus* archaïques ayant gagné l'Afrique tandis qu'*Antemus chinjiensis* ayant

acquis un t1 reste le meilleur ancêtre possible pour les Muridae.
Lindsay (1988) a divisé les espèces du genre *Antemus* en deux genres. Selon cet auteur, seule l'espèce *A. chinjiensis* demeure dans le genre *Antemus* et est considérée comme le premier représentant des Muridae tandis que les autres espèces, plus petites et plus archaïques, sont considérées comme les ancêtres probables du Dendromuridae et placées dans le genre *Potwarmus* qui renferme trois espèces : *P. primitivus* (Wessels *et al.*, 1982), *P. thailandicus* (Jaeger *et al.*, 1985) et *P. minimus* Lindsay, 1988. L'étude de cet auteur montre que *P. thailandicus* et *P. primitivus* sont des formes très voisines (sous-espèces géographiques ?), tandis que *P. minimus* serait une forme plus archaïque d'après sa taille plus petite et la conservation, sur les deux premières molaires, d'une crête longitudinale qui disparaît ultérieurement.
Le genre *Potwarmus* existe également au Djebel Zelten et nous avons pu en examiner des moulages grâce à la courtoisie du Prof. O. Fejfar. Les m1 n'ont aucun vestige de connexion longitudinale, l'antérolophe lingual y est plus réduit et le t4 plus fort. La forme du Djebel Zelten (MN5) paraît plus évoluée que la forme de Li.

Famille PLATACANTHOMYIDAE Alston, 1876
Genre *Neocometes* Schaub *et* Zapfe, 1953

ESPÈCE-TYPE. — *Neocometes brunonis* Schaub *et* Zapfe, 1953.

Neocometes orientalis
Mein, Ginsburg *et* Ratanasthien, 1990

Neocometes orientalis n.sp. Mein *et al.*, 1990, figs 1-4.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1 d (T Li 214) = 1,53 × 1,09 (Mein, Ginsburg & Ratanasthien 1990, fig. 1).
M2 g (T Li 215) = 1,42 × 1,15 (*ibid.*, fig. 2).
m1 d (T Li 216, holotype) = 1,65 × 1,14 (*ibid.*, fig. 3).
m2 g (T Li 217) = 1,40 × 1,11 (*ibid.*, fig. 4).

DESCRIPTION
Toutes les dents sont de petite taille, à surface occlusale faiblement concave, à couronnes basses, présentant six crêtes fines, peu obliques et séparées par des vallées larges, bien développées.
M1 est une dent étroite avec un maximum de largeur dans la partie postérieure. Elle présente six crêtes transversales très peu obliques. Le bord intérieur de la dent montre une tendance à la formation d'un endolophe dont la partie antérieure va de l'antérolophe au protolophe et la partie postérieure du mésolophe au postérolophe. La partie postérieure de la dent n'est pas exactement dans le prolongement de la partie antérieure mais la chevauche légèrement. La vallée principale de la dent, qui la partage complètement transversalement, passe entre ces deux portions de l'endolophe.
La portion antérieure de la dent montre une crête accessoire à mi-distance entre l'antérolophe et le protolophe. Ces crêtes transversales ne sont pas reliées du côté labial si bien qu'elles délimitent des flexus et non des fossettes (ces vallées sont ouvertes du côté labial). Il y a un antéroflexus et un paraflexus.
La partie postérieure de la dent est formée de trois crêtes : un mésolophe, un métalophe et un postérolophe. Le mésolophe dépasse à peine la moitié de la dent, se recourbe vers l'arrière pour rejoindre le métalophe. La vallée comprise entre le mésolophe et le métalophe est ouverte médialement (métaflexus). Par contre, la vallée qui existe entre le métalophe et le postérolophe est fermée labialement ; il s'agit d'une postérofossette.
L'ensemble des vallées occupe une superficie comparable à celle occupée par l'ensemble des crêtes.
La dent possède trois racines : une antérieure, une postéro-labiale et une postéro-linguale. La position de la racine postéro-linguale semble déjà très reculée par rapport à la majorité des muroïdes. La racine postéro-labiale et la racine postéro-linguale sont au même niveau.
Cette molaire appartient au genre *Neocometes* qui est le seul genre de Platacanthomyidae à avoir des crêtes transversales peu obliques, des endolophes non continus, montrant en plus des vallées larges et ouvertes labialement.
Les dimensions de cette dent correspondent aux spécimens de petite taille de *Neocometes similis* d'Erkertshofen. La racine linguale est plus déve-

loppée sur *Neocometes similis* que sur l'espèce de Li. Le métalophe se termine lingualement en avant de l'hypocône, ce qui est également la disposition la plus fréquente chez les *Neocometes* (*cf.* les variations morphologiques étudiées par Fejfar 1974). La M1 de Li est de dimensions très inférieures à celles de *Neocometes brunonis* et la crête accessoire antérieure, bien développée à Li, fait fréquemment défaut chez *Neocometes brunonis*.

Le genre *Typhlomys*, dont les molaires sont plus concaves, plus étroites, avec des vallées très resserrées et fréquemment fermées du côté labial, a longtemps été connu par la seule forme actuelle sud-asiatique *Typhlomys cinereus* Milne Edwards, dont les dents ont été correctement figurées par Fejfar (*op. cit.*). Récemment, plusieurs espèces fossiles chinoises ont été attribuées à ce genre :

– *Typhlomys primitivus* Qiu Zhuding, 1989, du gisement miocène supérieur de Lufeng, dont les dents sont sensiblement plus petites et plus étroites qu'à Li. De *Typhlomys primitivus*, Qiu a étudié la variation morphologique des crêtes antérieures. La crête accessoire est normalement développée, ou réduite, voire absente ; quand elle existe, la vallée antérieure est toujours très fermée, contrairement à notre spécimen de Li où elle est absente ;

– *Typhlomys hipparionum* Qiu Zhuding, 1989, du même gisement de Lufeng, est une forme très nettement plus grande ;

– deux formes quaternaires de Chine : *Typhlomys intermedius* Zheng Shaohua, 1993 qui semble être un jalon de l'espèce *T. primitivus*, et *Typhlomys macrurus* Zheng Shaohua, 1993 qui semble appartenir à la lignée de l'espèce *T. hipparionum*. La radiculation de la M1 des deux formes quaternaires a été étudiée par Zheng Shaohua (1993). Il y a une racine antérieure et deux racines très postérieures, mais celles-ci ne sont pas également développées (la postérolabiale est très faible).

Platacanthomys est un genre de plus grande taille connu par une seule espèce actuelle, *Platacanthomys lasiurus*, qui vit dans le sud de l'Inde. Cette forme montre des crêtes transversales peu obliques, la couronne est plate, les vallées étroites et la crête accessoire antérieure a totalement disparu. Une espèce fossile a été décrite dans le Miocène supérieur de Lufeng : *Platacanthomys dianensis* Qiu Zhuding, 1989. Cette forme pourrait très bien être considérée comme la descendante du *Neocometes brunonis* du Miocène moyen d'Europe ou d'une forme voisine.

M2 a un contour subrectangulaire légèrement rétréci à l'arrière. Elle montre, comme la dent précédente, six crêtes et une portion antérieure d'endolophe, lequel se poursuit un peu plus en arrière que sur M1. Ces crêtes sont également subtransversales. Les deux premières crêtes sont réunies labialement, isolant une antérofossette. Le protolophe, interrompu lingualement, ne rejoint pas le protocône, de sorte que les deuxième et troisième vallées sont ouvertes labialement. Comme sur M1, le mésolophe se coude vers l'arrière pour rejoindre le métalophe. Ce métalophe subit un important rétrécissement jusqu'à être presque interrompu dans la partie médiane de la dent. Comme sur M1, la vallée postérieure est fermée labialement, déterminant une postérofossette. Aucune racine n'a pu être observée, la dent étant un germe dentaire dépourvu de racines.

Les dimensions de cette dent correspondent à celles des sujets de *Neocometes similis* d'Europe. Par contre, la crête accessoire antérieure y est beaucoup plus développée puisqu'elle rejoint l'antérolophe sur le bord labial. L'antérofossette est donc longue chez *Neocometes similis*. La crête antérieure accessoire étant plus courte, l'antérofossette est réduite à Li, tandis que chez *Neocometes brunonis* l'antérofossette est ou vestigiale ou inexistante par absence totale de la crête accessoire.

Chez les espèces de *Typhlomys* on retrouve les mêmes différences que sur M1 : concavité de la couronne, obliquité des crêtes et étroitesse des fossettes, si bien que la M2 développe fréquemment un ectolophe.

La M2 de *Platacanthomys* est de bien plus grande taille et est totalement dépourvue de crête accessoire antérieure.

m1 est une dent à peine concave, allongée et dont le maximum de largeur se trouve à l'arrière. Il y a six crêtes transversales et une vallée principale en arrière de la quatrième crête (hypoflexide) qui traverse la dent de part en part. Il n'y a donc pas d'antérolophide continu. Les crêtes

n'ont pas toutes la même inclinaison. Si les crêtes postérieures sont presque transversales, les crêtes 2 et 3 sont relativement obliques. La crête accessoire antérieure, très développée, rejoint l'antéroconide sur le bord labial et la portion antérieure de l'antérolophide sur le bord lingual de la dent. Entre l'antérolophide et le lophide accessoire antérieur, il existe une antérofossette de grandes dimensions. L'hypolophide rejoint à peine le postérolophide sur le bord lingual de la dent, déterminant une postérofossette bien transversale. La dent possède deux racines, relativement grêles et à section elliptique. La racine antérieure est plus développée longitudinalement, la racine postérieure plus développée dans le sens transversal. Notre dent a une longueur plus petite que toutes les M1 de *Neocometes similis*, mais sa largeur correspond à la moyenne de la population de *Neocometes similis* ; elle est donc plus trapue. La crête accessoire antérieure est plus longue, ansi que l'antérofossettide et d'une façon générale les vallées sont plus larges chez *N. orientalis* que chez *N. brunonis*.
La m1 de *N. brunonis* est beaucoup plus grande et a des couronnes plus concaves.
Les m1 de *Typhlomys* ont des couronnes très concaves, des crêtes très obliques, des vallées très étroites dont certaines sont fermées des deux côtés, donc transformées en fossettides (antérofossettide, postérofossettide et parfois mésofossettide) et l'endolophide est continu.
Platacanthomys montre, outre une taille bien supérieure, un lophide accessoire antérieur plus court (déterminant donc une antérofossettide plus courte aussi) et des vallées plus étroites.
m2 montre un contour subrectangulaire légèrement rétréci à l'arrière. L'antérolophide est transversal et suit le bord antérieur de la dent. La crête accessoire antérieure est réduite et rejoint l'antérolophide dans la portion médiane de la dent, mais se termine librement du côté lingual. Le protolophe se referme lingualement et labialement sur l'antérolophide, isolant une fossettide complexe correspondant à la coalescence de l'antérofossettide et de la mésofossettide.
La couronne, relativement plane, se redresse sur le bord lingual, montrant une concavité visiblement plus nette que sur m1. À l'arrière de la dent, le postérolophide a tendance à se refermer lingualement sur l'hypolophulide, délimitant une postérofossettide.
Notre dent est légèrement plus petite et plus trapue que chez *Neocometes similis* et la concavité est la même. Elle en diffère par la fermeture linguale de l'hypoflexide.
Neocometes brunonis possède également un mésolophide libre, aussi bien labialement que lingualement, mais est beaucoup plus grand que *N. orientalis* et les vallées y sont plus étroites par rapport aux crêtes.
Chez *Typhlomys*, entolophide et vallées sont étroits, et les crêtes obliques. Chez *Platacanthomys*, la taille est considérablement plus grande et il y a un entolophide.

Discussion

Il apparaît nettement que notre animal de Li appartient au genre *Neocometes*. Ce genre n'est plus connu après le sommet du Miocène moyen (La Grive, Anwill). La découverte récente d'un Plaracanthomyidae dans le Miocène supérieur de Chine rend vraisemblable une filiation entre *Neocometes* et *Platacanthomys* tandis que les représentants du genre *Typhlomys* ont une morphologie plus éloignée (par la concavité de la couronne, l'obliquité des crêtes, ainsi que par la largeur anormalement faible par rapport à la longueur). La séparation de *Typhlomys* par rapport à *Neocometes* devrait donc être plus ancienne que les dépôts de Li.
La répartition biochronologique des *Neocometes* européens est la suivante :
MN6-8 : *Neocometes brunonis* (Anwill, La Grive M, Neudorf-Spalte).
MN5 : *Neocometes* aff. *similis* (Serido, Schönenberg, Franzenbad).
MN4 : *Neocometes similis* (Erkertshofen, Echzell, Dolnice, Vieux-Collonges, Oyonnax, Bézian, Rubielos de Mora).

Le genre *Neocometes* semble apparaître simultanément dans toute l'Europe au début de la MN4 (Fahlbush 1966) avec l'espèce *N. similis*, on ne peut le rattacher à aucune forme européenne plus ancienne. C'est donc un immigrant.

Par ailleurs, le *Neocometes* de Li montre par rapport à *N. similis* et à *N. brunonis* les différences suivantes :

1. La proporrion des dents évolue. Pris sur m1, le rapport largeur sur longueur (multiplié par 100) est de 69 à Li, 59 à Erkertshofen er 56 à Neudorf-Spalte.
2. La concavité de la surface occlusale des molaires est très faible à Li, un peu plus forte à Erkertshofen, encore un peu plus forte à Neudorf.
3. Pour la taille, *N. similis* est plus grand que *N. orientalis* et plus petit que *N. brunonis*.
4. La morphologie de la crête accessoire antérieure et ses rapporrs avec l'antérolophide sont de type plus primitif à Li que chez *N. similis* et *N. brunonis*.
Le *Neocometes* de Li apparaît donc légèrement, mais nettement, plus archaïque que *N. similis*, et encore plus que *N. brunonis*. On doit donc admettre qu'il est d'un âge un peu anrérieur à celui des plus anciens gisements à *N. similis* d'Europe, c'est-à-dire de la base de la MN4, sinon un peu plus ancien.

Ordre CARNIVORA Bodwich, 1821
Famille MUSTELIDAE Swainson, 1835
Sous-famille MUSTELINAE Gill, 1872
Genre *Martes* Frisch, 1775

ESPÈCE-TYPE. — *Mustela martes* Linné, 1758.

? ***Martes*** sp.

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
Scapholunaire d (T Li 48) privée de son apophyse postéro-interne = 4,9 × 7,6.
McIV d (T Li 49) proximal = 5,1 × 3,8.
McV d (T Li 50) proximal = 4,8 × 4,6, D diaphyse = 2,5 × 3,1.

DESCRIPTION
Le corps du scapholunaire est de profil proximal et distal rectangulaire. La surface arriculaire proximale est régulièrement bombée. L'os est plus mince médialement que latéralement. La surface articulaire distale est composée de trois surfaces distinctes, séparées par des crêtes et servanr d'articulation avec le trapèze, le trapézoïde, le magnum et l'unciforme. L'articulation avec ce dernier os est creuse et orientée axialement. Elle est séparée de la suivante par une crête aiguë. Cette deuxième surface, pour le magnum, est profonde, un peu plus large et orientée plus obliquement. Elle esr séparée de la surface pour le trapèze et le trapézoïde par un ensellement oblique, se terminant à l'avant par une crêre aiguë. La dernière surface est assez courte transversalement, indiquant un resserrement des deux premiers métacarpiens.
Le McIV et le McV montrent des surfaces articulaires identiques à celles de *Martes*. En particulier la surface articulaire entre ces deux métacarpiens est simple, large et relativement étendue dans le sens longitudinal. Sur le McV, elle ne forme pas de bec relevé médialement. Le McV, quoique incomplet, montre le début de la diaphyse, qui est allongée et de diamètres faibles, indiquant un doigt allongé comme chez les Mustelidae.

DISCUSSION
Ces os forment un rout homogène. D'après l'érat de conservation, le scapholunaire et les deux métacarpiens pourraient avoir appartenu à un même sujet. De ces rrois os, le plus caractéristique est le scapholunaire, dont le dessin complexe de la surface articulaire distale se retrouve identique chez les Mustelinae eurasiatiques et esr bien différent à la fois du groupe des Mustelinae africains (*Galera*, *Grison*, *Lyncodon*) et de celui des Mustelinae sud-américains (*Zorilla*, *Poecilogale*, *Poecilictis*). Des formes eurasiatiques, nous avons écarté *Mustela* pour la toujours petite taille de ses représentants, er la *Vormela* trop rare. L'ensemble de notre matériel correspond à un animal une fois et demie plus grand que *Martes foina*, la fouine d'Europe.

Famille VIVERRIDAE Gray, 1821
Sous-famille VIVERRINAE Gill, 1872
Genre *Semigenetta* Helbing, 1928

ESPÈCE-TYPE. — *Semigenetta repelini* Helbing, 1928.

? ***Semigenetta*** indet.
(Fig. 26)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
p3 d (T Li 51) partie distale = ? × 2,33 (Fig. 26A, B).
DP4 d (T Li 52) = 4,2 × 5,0 (Fig. 26C, D).
dp3 d (T Li 53) = 6,05 × 2,1 (Fig. 26E, F).

Description

La demi-p3 montre la pente distale de la pointe principale, la pointe accessoire et le cingulum distal. La pointe principale est relativement peu pentue à l'arrière, la pointe accessoire est petite, bien détachée de la pointe principale et légèrement déportée du côté latéral. Le cingulum postérieur est bien rond en vue occlusale. Ce sont les caractères des Feloidea. La finesse de la pointe accessoire semble devoir éliminer les Felidae. Cette dent s'accorde bien avec les Viverridae.

La DP4 est une très belle dent triangulaire et légèrement dissymétrique. Son architecture est primitive : elle est composée de trois pointes, d'une fosse centrale et d'un plateau labial. Les trois pointes sont pointues, mais peu hautes. La fosse centrale est profonde. Le plateau labial, qui se termine par un cingulum, est important et plus développé à l'avant qu'à l'arrière. Le paracône est plus haut que le métacône. En arrière de la pointe du protocône descend, d'une part, la postprotocrista, d'autre part une petite crête très courte et plus médiale. Enfin un petit pointement (métaconule ?) se dessine sur la postprotocrista. Il n'y a ni cingulum lingual ni hypocône. Cette dent ressemble par ses proportions et sa morphologie à la PD4 de *Viverra*. Elle s'en distingue cependant par la position plus distale du protocône, donnant à la dent un profil occlusal un peu plus dissymétrique. Le cingulum antérolabial est aussi moins développé vers l'extérieur.

La dp3 est une dent gracile, étroite, allongée, formée de trois pointes alignées axialement et d'un petit talonide. La pointe principale (protoconide) est haute et aiguë. Le paraconide est bas, le métaconide est plus bas que le protoconide mais plus haut et plus important que le paraconide. Le talonide est bien différencié, avec un hypoconide rond, en position assez externe, une crête à l'angle postéro-interne et, entre eux, un creux talonidien bien formé et allongé transversalement. L'étroitesse, l'allongement de cette dp3, l'alignement axial des trois pointes principales, la forme et la position excentrée de l'hypoconide rappellent très fortement les *Viverra*. Elle s'en distingue cependant nettement par la position de cet hypoconide, beaucoup moins détaché du corps de la dent, et la formation plus nette du talonide, avec une crête postérolinguale et un creux talonidien.

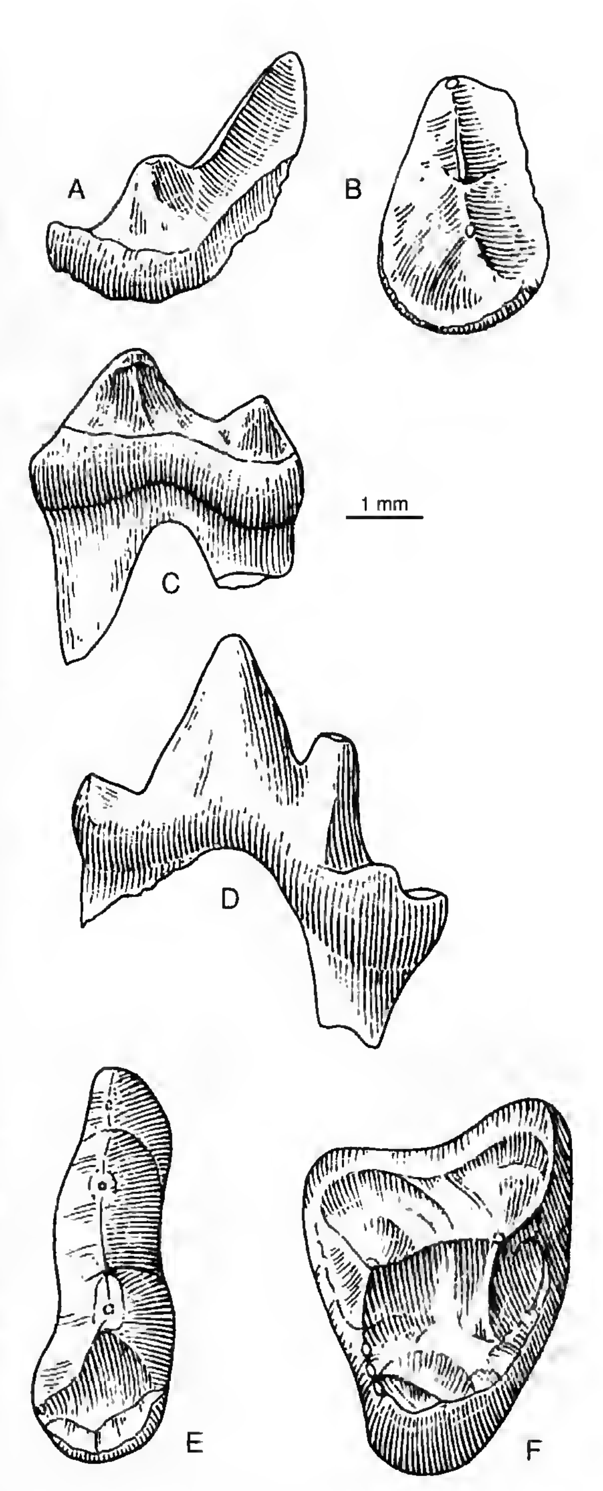


Fig. 26. — ? *Semigenetta* sp. : **A**, **B**, p3 droite (T Li 51), faces labiale et occlusale, respectivement ; **C**, **D**, DP4 droite (T Li 52), faces labiale et occlusale ; **E**, **F**, dp3 droite (T Li 53), faces linguale et occlusale.

DISCUSSION
De tous les Viverridae, c'est avec les Viverrinae, et tout particulièrement avec le genre *Viverra*, que nos deux dents lactéales de Li Mae Long ont le plus de ressemblances. Elles s'en distinguent cependant par quelques détails importants. Il doit donc s'agir très vraisemblablement d'un genre très voisin. Par leur taille, les deux dents lactéales et la dent définitive pourraient avoir appartenu à la même espèce, sensiblement de la taille de la genette européenne, *Genetta genetta*, ainsi que de *Semigenetta elegans* de Wintershof-West (Dehm 1950b) et de *Semigenetta huaiheensis* du Miocène inférieur de Sihong dans la formation de Xiacaowan en Chine (Qiu Zhanxiang & Gu Yumin 1986). Aussi rapprocherons-nous de *Semigenetta* notre petit Viverridae de Li. Le nombre de formes actuelles – et fossiles – de Viverridae en Asie du Sud-Est interdit, sur des restes si faibles, un diagnostic plus précis.

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811
? Famille STEGODONTIDAE Hopwood, 1935
Genre *Stegolophodon* Schlesinger, 1917

ESPÈCE-TYPE. — *Mastodon latidens* Clift, 1828.

? ***Stegolophodon*** sp.

Mastodontidae indet. – Ginsburg & Ukkakimapan 1983.

MATÉRIEL. — 1 fragment dentaire (T Li 54).

DESCRIPTION ET DISCUSSION
Ce fragment fait partie de la première récolte d'Ukkakimapan, en 1982. C'est un bien pauvre fragment, mais l'épaisseur de l'émail est telle qu'il ne peut s'agir que d'un proboscidien. Or, en Thaïlande, dans les niveaux de l'âge de Li Mae Long, seul le genre *Stegolophodon* a été signalé. Dans le bassin de Li, le sous-bassin de Ban Na Sai a livré des restes attribués par Tassy *et al.* (1992) à une nouvelle espèce, *Stegolophodon nassaiensis*. Stratigraphiquement, le gisement de Ban Na Sai est immédiatement sous les dépôts de Li Mae Long. Il est donc plausible et même très probable que tous les restes de proboscidiens du bassin de Li appartiennent à la même forme fossile.

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
Famille RHINOCEROTIDAE Gill, 1872
RHINOCEROTIDAE indet.

MATÉRIEL. — Deux fragments dentaires (T Li 55 et 56). Deuxième phalange (T Li 57) incomplète d'un doigt latéral, L du bord contigu au doigt central = 22,0 mm, l de la surface articulaire distale = 26,0 mm.

Les deux fragments de dents indiquent seulement la présence d'un Rhinocerotidae à Li. La phalange, dont il ne reste que la moitié, est à peine plus parlante. Sa face articulaire distale est relativement complète et indique, par sa dissymétrie, qu'elle appartient à un doigt latéral. La face jouxtant la deuxième phalange du doigt central est en partie conservée, ainsi qu'un petit reste de la surface articulaire proximale. La longueur de la face latérale (ou médiale) de la phalange a ainsi pu être mesurée. Par comparaison avec du matériel de Sansan et de Baigneaux-en-Beauce, il apparaît qu'il pourrait s'agir d'une deuxième phalange du membre postérieur, correspondant au doigt II ou au doigt IV. À Baigneaux-en-Beauce, il y a trois Rhinocerotidae : un de grande taille, *Brachypotherium brachypus*, un de moyenne taille, *Plesiaceratherium lumiarense* et un de petite taille, *Prosantorhinus douvillei*. C'est avec la forme de moyenne taille que notre phalange s'accorde le mieux.
Mais la comparaison avec le rhinocéros actuel de l'Inde, *Rhinoceros indicus*, montre que notre phalange pourrait aussi avoir appartenu à la main ou au pied d'un représentant de petite taille des Rhinocerotini. Ginsburg & Tassy (1985) à Mae Moh (Thaïlande) et Ginsburg & Thomas (1987) à Pong (Thaïlande) ont signalé des restes osseux d'un Rhinocerotini proche ou identique à *Gaindatherium*. Depuis, un crâne complet de *Gaindatherium* cf. *browni* a été découvert à Pong, confirmant les déterminations des précédents auteurs. Or, *Gaindatherium browni* a sensiblement la taille de *Plesiaceratherium lumiarense*. Notre plalange de Li Mae Long se rapporte donc à un Rhinocerotidae (*Gaindatheriu* ?) de la taille de *Gaindatherium browni*.

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848
Sous-ordre SUIFORMES Jaeckel, 1911
Famille Suidae Gray, 1821
Sous-famille Tetraconodontinae
Lydekker, 1876
Genre *Conohyus* Pilgrim, 1926

Espèce-type. — *Sus simorrensis* Lartet, 1851.

Conohyus sindiensis (Lydekker, 1884) (Fig. 27)

Matériel. — Mesures en millimètres :
Astragale g (T Li 58) = 32,0 × 16,3 (Fig. 27).

Cet os est principalement caractérisé par sa hauteur et sa minceur. Par ses proportions, il ne peut appartenir ni à un Suinae, ni à un Hyotheriinae, ni à un Listriodontinae, ni à un Tayassuidae. Il a par contre les mêmes proportions que les astragales de *Conohyus sindiensis* de Chinji étudiés par Pickford (1988). Des six astragales mesurés par Pickford, les plus grands mesurent 41,1 × 20 et 39,9 × 20,5, tandis que le plus petit mesure 34 × 16,7 mm. Notre astragale de Li est légèrement plus petit. Cette moindre taille s'explique aisément par son âge un peu plus ancien.

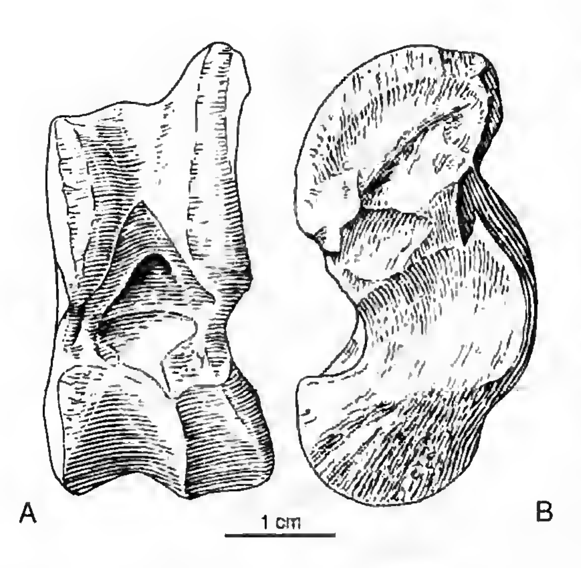


Fig. 27. — *Conohyus sindiensis* : astragale gauche (T Li 58), **A**, face antérieure ; **B**, face latérale.

Sous-ordre RUMINANTIA Scopoli, 1777
Infra-ordre TRAGULINA Flower, 1883
Famille Tragulidae Milne-Edwards, 1864
Genre *Siamotragulus*
Thomas, Ginsburg, Hintong *et* Sutteethorn, 1990

Espèce-type. — *Siamogale sanyathanai* Thomas, Ginsburg, Hintong *et* Sutteethorn, 1990.

Siamotragulus haripounchai n.sp. (Fig. 28)

Type. — m3 d (T Li 65) privée du lobe antérieur.

Niveau-type. — Sommet du Miocène inférieur, zone MN4.

Localité-type. — Li Mae Long (Province de Lamphun, Thaïlande).

Derivatio nominis. — De Hariphunchai, nom ancien de la cité de Lamphun, capitale de la province où se trouve le gisement de Li.

Matériel. — Mesures en millimètres :
P2 g (T Li 59) = 6,8 × 2,99 (Fig. 28A, B).
p4 d (T Li 60) = ? × 2,9.
m1 d (T Li 61), fragment mésial, l = 3,5.
m2 g (T Li 62), moitié distale, l = 4,8.
m2-3 d (T Li 63), fragment.
2 fragments de molaires inférieures (T Li 64).
m3 g (T Li 65, holotype), sans le lobe antérieur, l = 3,5 (Fig. 28C, D).
Calcanéum d (T Li 66) incomplet, l au niveau du *sustentaculum tali* = 7,7.

Diagnose. — *Siamotragulus* plus petit que l'espèce-type.

Description

La P2 est une belle dent très peu usée. Elle est étroite et allongée. Sa pointe principale (paracône) est haute et pointue. La face labiale du paracône est bien arrondie. Sa face linguale compte une partie mésiale bien arrondie et une partie distale plane ; un sillon sépare ces deux aires. En arrière, le style postérieur (métacône) est plus bas, effilé et allongé ; sa face labiale est ondulée, sa face linguale est plane comme chez les carnassières supérieures des carnivores ; en avant s'en détache cependant un pilier dont la base, arrondie, fait saillie sur le bord lingual et fait office de protocône. À l'avant de la dent, le

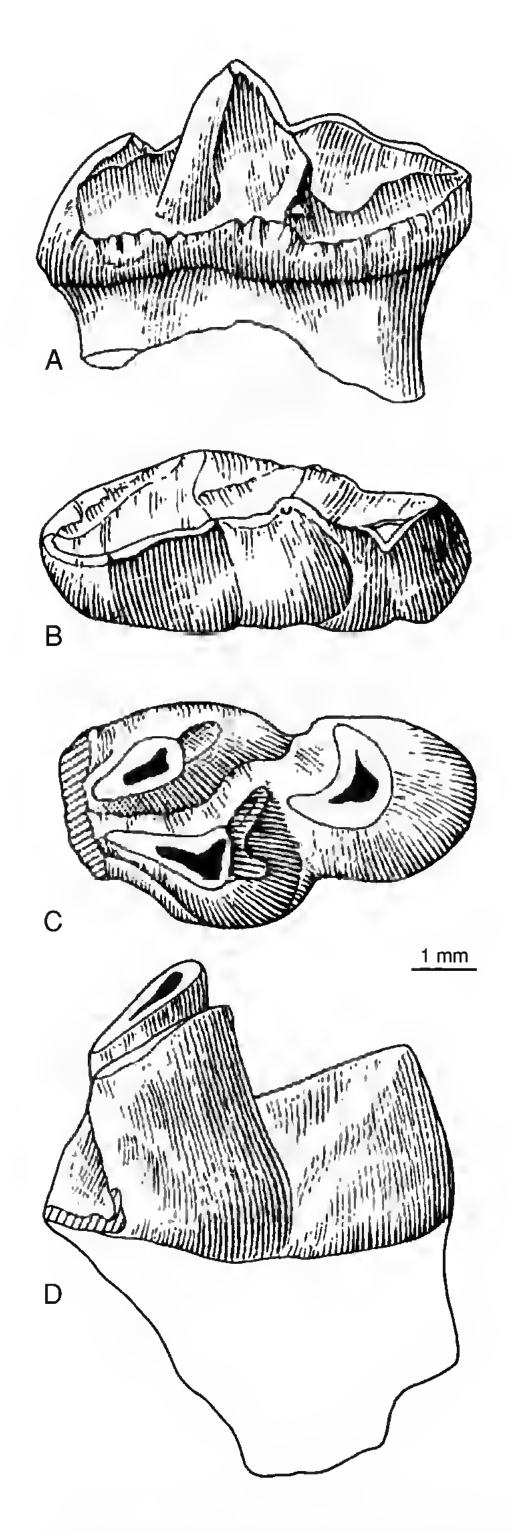


FIG. 28. — *Siamotragulus haripounchai* : **A**, **B**, P2 droite (T Li 59), faces linguale et occlusale, respectivement ; **C**, **D**, m3 gauche (T Li 65, holotype), faces occlusale et labiale, respectivement.

parastyle est bien détaché du paracône et plus bas que lui ; il est arrondi labialement et mésialement.

Cette dent ressemble fort à ses homologues de *Siamotragulus sanyathanai* de Pong, mais s'en distingue par sa taille plus réduite et par son parastyle qui est plus haut, moins détaché du paracône. Le protocône pose un autre problème. Sur l'holotype de *Siamotragulus sanyathanai*, un palais avec la série complète des dents jugales P2-M3 des deux côtés, la P2 est brisée au niveau de l'arrière du parastyle tant sur la P2 gauche que sur la P2 droite, et les deux spécimens montrent un très fort protocône, bien visible sur la figure donnée par Thomas *et al.* (1990, fig. 1A). Mais un fragment de maxillaire du même gisement, trouvé au même point de la carrière et faisant manifestement partie du même ensemble, porte une P3 complète, avec un parastyle complet et surtout une absence totale de protocône, comme chez les chevrotains actuels et chez *Dorcatherium*, tant chez *Dorcatherium naui* (Kaup 1839, pl. XXIII), que *Dorcatherium crassum* (Filhol 1890, pl. XXII, fig. 10 ; Hofmann 1893, pl. XV, fig. 2), *Dorcatherium rogeri* (Hofmann 1909, pl. XL, fig. 4) et *Dorcatherium chappuisi* (Whitworth 1958, fig. 3g). La dent sans protocône de Pong est donc bien une P2 et le protocône important du type de *Siamogale sanyathanai* est à mettre au compte de variations interspécifiques.

La p4 de Li est brisée transversalement au niveau du protoconide. On distingue bien le métaconide, fin et allongé, l'arête distale du protoconide, elle-même fine, allongée et reliée à un hypoconide assez court et à position très labiale. Un sillon léger marque, sur la face labiale, la séparation entre ces deux cuspides. Du côté lingual, une petite arête (le stylide postérieur) descend transversalement de la pointe distale de l'hypoconide. Cette dent se distingue de celle de *Siamotragulus sanyathanai* par un métaconide un peu plus long et un stylide postérieur plus important, donnant à la dent un profil occlusal postérieur plus carré.

La m3 est typique des Tragulidae. L'entoconide est mince, haut, allongé, effilé en avant ; sa pointe est en position postérieure et sa face distale est arrondie, verticale et ne se relie à aucun élément plus en arrière. Un sillon étroit et profond,

ouvert à l'arrière, sépare ce métaconide du protoconide. Ce tubercule est plus épais, effilé en avant, arrondi labio-distalement. Sa crête distale est dirigée obliquement vers le troisième lobe. Un sillon net sépare cette crête de la face labiodistale arrondie du protoconide. Le troisième lobe est arrondi à l'arrière et forme un V très resserré et ouvert linguo-distalement. La seule différence morphologique avec la m3 de *Siamotragulus sanyathanai* est la moindre complication de l'extrémité distale de la postprotocristide et la moindre grande longueur de l'aile linguale du troisième lobe.

Discussion

Notre matériel de Li partage avec le *Siamotragulus sanyathanai* de Pong les caractères suivants :

– p4 très étroite, courte à l'arrière, pente distale du protoconide très abrupte, hypoconide bas et bien détaché de la postprotocristide, métaconide assez court.

– m3 très étroite, avec hypoconide très mince, à paroi labiale à peine bombée et face postérieure sans sillon.

Tous ces caractères séparent le genre *Siamotragulus* du genre *Dorcatherium*. Notre Tragulidae de Li est donc bien un *Siamotragulus*. Il se distingue de l'espèce-type de Pong par sa taille plus modeste, la pente postérieure du protoconide de p4 plus abrupte, le plus grand développement du stylide postérieur de p4 et, sur m3, la moindre complication de la postproto-cristide.

Famille Lagomerycidae Pilgrim, 1941
Genre *Stephanocemas* Colbert, 1936

Espèce-type. — *Stephanocemas thomsoni* Colbert, 1936.

Stephanocemas rucha
Ginsburg *et* Ukkakimapan, 1983
(Figs 29-32)

Type. — Bois adulte du côté droit, brisé à l'arrière, figuré Ginsburg & Ukkakimapan (1983, fig. 1a-d), Ginsburg & Tassy (1991, fig. 15a-d), Ginsburg, Mein & Tassy (1991, fig. 3).

Matériel. — Mesures en millimètres :
Bois-type (T Li 67).
4 fragments de bois (T Li 68-71).
15 pointes d'andouillers (T Li 73-86).
2 minuscules andouillers (T Li 87).
M3 g (T Li 88) = [15,1] × 15,8 (Fig. 29).
p2 d (T Li 89), partie distale, l mesurable = 3,0.
p3 g (T Li 90), fragment antéro-lingual.
p3 g (T Li 90), moitié postérieure, l = 6,4 (Fig. 30).
p4 g (T Li 91), fragment postérieur, l = 7,5 (Fig. 31).
m2 g (T Li 92) = 14,4 × 10,3 (Fig. 32).
dp4 d (T Li 93), fragment postéro-labial.
Pyramidal g (T Li 94) = [15,5] × [8,5].
Magnum d (T Li 95) = 8,4 × 13,5.
Astragale g (T Li 96) = 28,2 × 17,4.
Poulie articulaire distale externe de Mt g (T Li 97).
DAP = [14,0], DT = 9,9.

Diagnose. — *Stephanocemas* de petite taille, à andouillers externes plus rapprochés que sur l'espèce-type, et à andouiller antérieur dirigé plus vers l'intérieur et à vallée centrale plus large, surtout vers l'arrière.

Description

La molaire supérieure conservée est une belle dent subcomplète, très fraîche, à émail chagriné et inscrite sensiblement dans un carré. La minceur et le moindre développement du métaconule par rapport au protocône indiquent qu'il s'agit d'une M3. Les cuspides sont minces et élancées. Le paracône et le métacône sont sensiblement aussi développés, le paracône est cependant légèrement plus élevé. Sur la face labiale, le pli du paracône est bien en relief. Le protocône est simple, formé

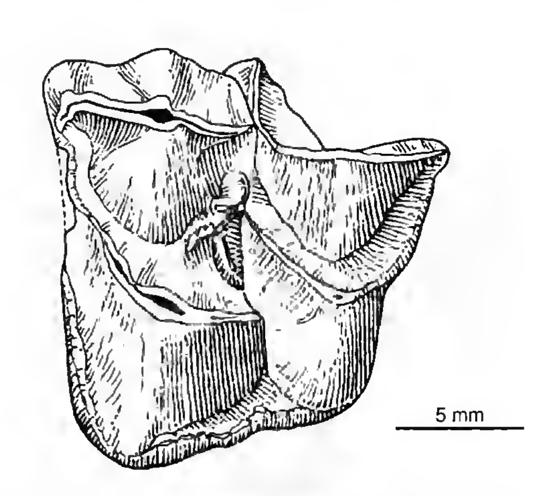


Fig. 29. — *Stephanocemas rucha* : M3 gauche (T Li 88), face occlusale.

de deux ailes ouvertes à plus de 100 degrés. Son aile postétieure ne rejoint pas l'aile antérieure du métaconule mais s'arrête avant. Le métaconule est un peu plus court et plus fermé que le protocône. Une petite crête basse se détache à l'avant de l'aile antérieure du métaconule et rejoint le bas de la face labiale du protocône. Un petit repli cingulaire est visible au pied des deux ailes du protocône, mais s'efface au coin mésio-lingual de la dent. Par sa structure générale, par sa postprotocrista qui n'atteint pas le métaconule et par la petite crête basse qui relie l'avant de la prémétaconule-crista au milieu du protocône, ainsi que par son émail chagriné, cette dent ressemble plus à celle de *Lagomeryx praestans* qu'à celles de *Dicrocerus* et de *Procervulus*.

p2 n'est représentée que par le talonide. Il correspond à une dent mince et plutôt basse. L'entoconide (= cuspide postéro-linguale) est très court. La pointe de l'hypoconide se trouve très en arrière, presque au coin disto-labial de la dent. La crête antérieure de l'hypoconide est rectiligne et orthogonale à l'entostylide (= stylide postérieur) dont l'axe esr nettement perpendiculaire à l'axe longitudinal de la dent. L'étroitesse de toute cette partie postérieure de la p2 et l'effacement de l'entoconide se retrouvent chez *Lagomeryx praestans* et non chez *Procervulus* et *Dicrocerus*.

p3 est connue par un fragment antéro-labial et une partie distale. Le premier fragment indique une dent relativement allongée et se terminant à l'avant par un repli individualisant ainsi un paraconide et un parastylide. Le fragment postérieur indique une dent étroite, avec un métaconide oblique et terminé en boule, un sillon labial bien marqué, un entoconide long, oblique, atteignant presque l'angle postéro-lingual de la dent, et un entostylide plus court. Le sillon sensiblement

FIG. 30. — *Stephasnocemas rucha* : p3 gauche (T Li 90), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

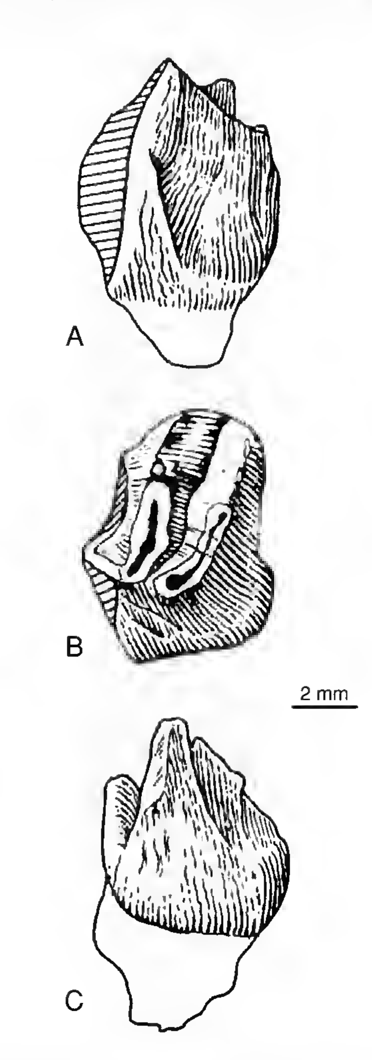


FIG. 31. — *Stephanocemas rucha* : p4 gauche (T Li 91), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale ; **C**, face linguale.

transversal, qui sépare ces deux cuspides, s'ouvre exactement à l'angle postéro-lingual de la dent.

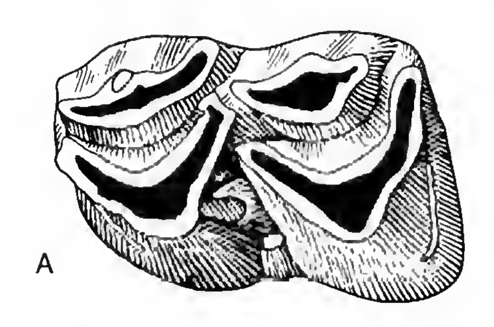
Par son sillon externe fort et son métaconide renflé distalement, cette demi-dent ressemble à une p4, mais elle est nettement plus mince, et un métaconide renflé distalement se rencontre parfois sur les p3 de *Lagomeryx praestans.*

La p4 n'est connue que par sa partie distale. Comme sur la dent précédente, l'entoconide est plus important que l'entostylide. La dent est cependant plus forte, le sillon externe plus profond, la face labiale plus bombée à la base et l'entoconide de direction nettement transversale.

m2 est une belle dent quadrangulaire. La muraille externe est moins bombée que chez *Dicrocerus* et *Procervulus* et rappelle celle de *Lagomeryx praestans.* L'aile postérieure du métaconide ne se termine pas par le renflement du métastylide comme on le voit chez *Dicrocerus* et *Procervulus.* Sur *Lagomeryx praestans*, la disposition est intermédiaire, car il y a un métastylide, mais faible. La pointe de l'entoconide est très repoussée en arrière, comme chez *Lagomeryx praestans* et la postentocristide est pratiquement inexistante. Du côté labial, le protoconide et l'hypoconide sont formés chacun de deux crêtes (ou deux ailes) largement ouvertes. La postprotocristide n'est pas reliée à la proentocristide tandis que la posthypocristide se prolonge en arrière jusqu'à l'angle disto-lingual de la dent comme chez *Lagomeryx praestans* et contrairement à *Dicrocerus.* L'entostylide est haut et mince. Le pli paleomeryx est court et épais.

L'astragale est moins haut que chez *Dicrocerus* et *Procervulus* et se rapproche plus par ses proportions des antilopes et des caprins actuels que des Cervidae.

La poulie articulaire distale de métapode a été attribuée à un métatarsien en raison du même resserrement et de la même dissymétrie de sa face postérieure. La carène-guide est plus fine et plus développée en avant que chez *Dicrocerus*, *Procervulus*, *Amphitragulus* et rappelle plus l'antilope Saïga et les caprins. Peut-être *Stephanocemas* se déplaçait-il et était plus à l'aise en milieu accidenté que les Cervidae.



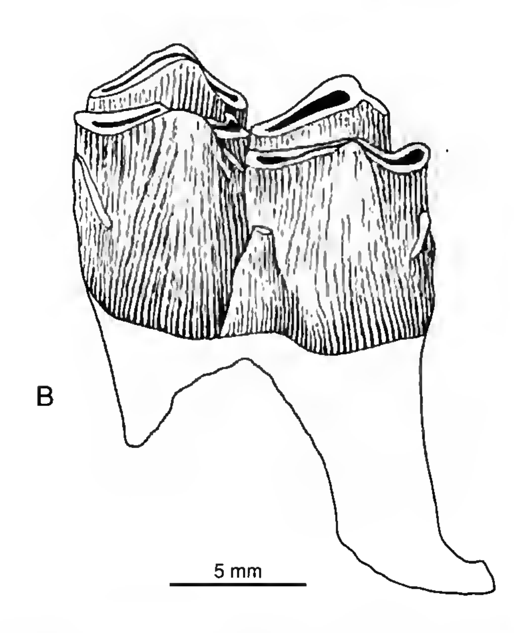


FIG. 32. — *Stephanocemas rucha* : m2 gauche (T Li 92), **A**, face labiale ; **B**, face occlusale.

DISCUSSION

Par la morphologie de toutes les dents retrouvées, prémolaires inférieures, molaires supérieure et inférieure, *Stephanocemas* apparaît très nettement plus proche de *Lagomeryx praestans* que des autres artiodactyles Pecora du Miocène inférieur et moyen. Il est à rattacher sans ambiguïté aux Lagomerycidae.

Famille BOVIDAE Gray, 1821
Sous-famille BOVINAE Gill, 1872
Tribu BOSELAPHINI Simpson, 1945
Genre *Homoiodorcas* Thomas, 1981

ESPÈCE-TYPE. — *Homoiodorcas tigenium* Thomas, 1981.

? ***Homoiodorcas*** sp.
(Fig. 33)

MATÉRIEL. — Mesures en millimètres :
M1-2 d (T Li 98), L conservée = 9,0 (Fig. 33).

DESCRIPTION
La muraille externe n'a pas été conservée. On voit cependant que les deux cuspides labiales avaient un développement identique. La préprotocrista est rectiligne et forme toute la face antérieure de la dent. La postprotocrista lui est perpendiculaire. Elle est plus courte et se recourbe à son extrémité qui devient parallèle à l'aile postérieure du métaconule qu'elle ne rejoint pas.
Le métaconule est formé de deux ailes largement ouvertes. L'aile antérieure (prémétaconulecrista) est longue, légèrement courbe et s'arrête entre les deux cuspides labiales (métacône et paracône). Une petite boursoufflure se distingue à son extrémité, du côté antérieur. L'aile postérieure (postmétaconulecrista) est plus courte et composée de deux parties plus ou moins rectilignes chacune. La partie postérieure se dilate et donne un petit repli accessoire comme chez *Eotragus* et *Muntiacus*. L'ectostyle est plaqué contre la paroi antérieure du métaconule et un petit repli cingulaire est visible sur une partie de la base de l'aile antérieure du protocône.

DISCUSSION
Cette dent, simple, allongée, aux deux cuspides linguales ne se rejoignant pas, rappelle *Micromeryx* et *Muntiacus*. La présence d'un petit dédoublement de l'extrémité de la postmétacônulecrista pourrait indiquer qu'il s'agit d'une M1, mais ce n'est pas absolument certain. L'absence de cingulum lingual l'écarte de *Gelocus* et *Prodremotherium*. Elle s'écarte aussi de *Dremotherium*, *Amphitragulus*, *Procervulus*, *Micromeryx*, *Andegameryx* et des petits *Lagomeryx* par son allongement et (mais ces deux caractères sont liés) par l'ouverture de son métaconule. Par contre, elle rappelle fortement, par son allongement et la simplicité de sa structure, la M1 paratype de la petite antilope *Elachistoceras khauristanensis* (Thomas 1977, pl. XV, fig. 6) du Nagri (Miocène supérieur) des Siwaliks au Pakistan. Notre dent est cependant plus primitive car l'aile postérieure du protocône ne rejoint pas l'aile antérieure du métaconule. À l'avant de ce dernier élément, la petite boursoufflure signalée est nettement visible sur la dent des Siwaliks, près du point de jonction entre la postprotocrista et la prémétaconulecrista. Le gisement de Li étant nettement plus ancien que les localités du Nagri, ces différences morphologiques ne sont pas en contradiction avec une liaison phylogénétique possible entre les deux formes. En tout cas, notre petite dent de Li semble bien représenter le plus ancien reste de Bovidae en Asie extrême-orientale. Mais il existe en Afrique et en Arabie, dans des niveaux plus proches de celui de Li, une forme qui se rapproche encore plus de notre Bovidae primitif. Thomas (1983) a en effet décrit sous le nom d'? *Homoiodorcas* n.sp. un petit Bovidae du Miocène moyen de la Formation Hofuf en Arabie Saoudite. Il n'a pas figuré de dents supérieures, mais il a eu en main un très beau maxillaire avec DP2-M3 (Ay 608) dont il nous a confié un moulage. Les molaires sont identiques à celles figurées de l'espèce-type du genre, *Homoiodorcas tigenium*, que Thomas a décrit (1981) du niveau C (fin du Vindobonien) de la Formation de Ngorora dans le bassin de Baringo au Kenya. La M2 de la Formation Hofuf montre, comme la dent de Li, un protocône ouvert et dont l'aile postérieure ne rejoint pas l'aile antérieure du métaconule mais lui est parallèle à son extrémité et s'effile de même manière. Les deux ailes du métaconule ont la même ouverture et l'aile postérieure comporte le même petit pli accessoire. Enfin, à Li comme dans la Formation Hofuf et contrairement à la dent des Siwaliks, il existe un petit pilier interlobaire lin-

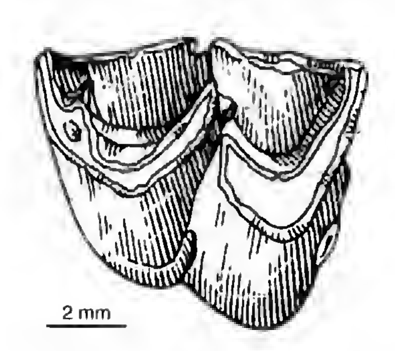


FIG. 33. — *Homoiodorcas* sp. : M1-2 droite (T Li 98), face occlusale.

gual (entostyle) net. De la même époque que Li, *Eotragus artenensis*, la plus ancienne antilope d'Europe, montre des molaires supérieures bâties sur le même type, mais en diffère assez fortement par des vallées beaucoup moins profondes et moins encaissées.

PALEOENVIRONNEMENT

Sur un prélèvement de plus de quinze tonnes de sédiment, nous avons finalement trouvé, au point de vue quantitatif :

Cl. MAMMALIA	Nbre spécimens
O. Marsupialia	
Siamoperadectes minutus	2
O. Insectivora	
Thaiagymnura equilateralis	6
Hylomys engesseri	50
Neotetractus butleri	4
cf. *Mioechinus*	3
Scapanulus lampounensis	4
O. Chiroptera	
? *Taphozous* sp.	1
Megaderma sp.	1
Rhinolophus yongyuthi	11
Hipposideros khengkao	26
Hipposideros felix	2
Rhinolophoidea indet.	2
Ia lanna	4
Rhizomops mengraii	10
Vespertilionoidea indet.	2
Vespertilionoidea indet.	2
O. Scandentia	
Tupaia miocenica	1
O. Primate	
? *Nycticebus linglom*	1
Tarsius thailandica	6
O. Rodentia	
Ratufa maelongensis	1
? *Atlantoxerus* sp.	1
Diatomys liensis	> 500
Democricetodon kaunou	1
Spanocricetodon janvieri	7
Prokanisamys benjavuni	48
Potwarmus thailandicus	> 1100
Neocometes orientalis	4
O. Carnivora	
Mustela sp.	3
? *Semigenetta* sp.	3
O. Proboscidea	
débris	1
O. Perissodactyla	
débris	3
O. Artiodactyla	
Conohyus sindiensis	1
Siamotragulus haripounchai	8
Stephanocemas rucha	31
? *Homoiodorcas*	1
Cl. AVES	
O. Pelicaniformes	
Anhinga cf. *Pannonica*	5
O. Ciconiiformes	
Proardea walkeri	1
O. Phoenicopteriformes	
Phoeniconaias siamensis	24
O. Anateriformes	
Anatidae indet.	2
O. Galliformes	
Phasianidae indet.	1
O. Gruiformes	
cf. *Paraortygometra porzanoides*	4
Rallidae indet. I	1
Rallidae indet. II	2
O. Strigiformes	
Strigidae indet.	2

L'analyse de l'avifaune a déjà été abordée par Cheneval *et al.* (1984, 1991). Sur sept familles d'oiseaux représentées, trois sont des familles

d'oiseaux typiquement aquatiques : Anhingidae (qui sont des pélicaniformes), Ardeidae (hérons) et Phoenicopteridae (flamants). Deux ont un caractère ubiquiste avec des mœurs aquatiques ou semi-aquatiques : Anatidae (canards) et Rallidae (râles et poules d'eau). Les chiffres montrent une très forte dominante pour les Phoenicopteridae, devant les Rallidae puis les pélicaniformes Anhingidae. Les flamants, représentés ici par le genre de petite taille *Phoeniconaias*, sont inféodés aux lagunes, lacs et marais très peu profonds. Ils vivent le plus souvent par immenses colonies de plusieurs milliers d'individus. Une importante étendue d'eau très peu profonde était donc présente à Li. Cette présence est confirmée par la découverte de poissons (siluriformes et perciformes) et de deux groupes de tortues fréquentant principalement les eaux douces (Emyidae et Trionychidae).

Parmi la grande faune, la prépondérance des Lagomerycidae (*Stephanocemas*) et des Tragulidae (*Siamotragulus*) sur les antilopes (? *Homoiodorcas*) indique un couvert forestier, confirmé par la présence d'un Phasianidae et d'un Strigidae chez les oiseaux, de nombreux chiroptères, de primates arboricoles (*Nycticebus* et *Tarsius*), ainsi que d'un *Ratufa* et peut-être d'un autre rongeur arboricole si l'on compte *Neocometes*.

Au point de vue du climat, les chiroptères et les primates sont représentés par des genres qui vivent aujourd'hui dans les forêts de Thaïlande ou d'Indonésie. Il en est de même de *Ratufa*, le seul genre de rongeur de Li qui ait encore des représentants dans la nature actuelle.

On peut donc reconstituer l'environnement de notre faune de Li Mae Long comme une forêt tropicale (? humide) au bord d'une grande étendue d'eau peu profonde. Soulignons qu'un tel environnement, très boisé et fermé, ne peut convenir à un Pedetidae. Il confirme que *Diatomys*, très abondant dans le gisement, n'appartenait pas à ce groupe.

ÂGE DU GISEMENT

L'âge du gisement Li Mae Long a été diversement apprécié.

En 1983, Ginsburg & Ukakimapan lui ont donné une fourchette d'âge allant du haut du Miocène moyen à la base du Miocène supérieur en se fondant sur la découverte d'un *Stephanocemas* à Li, genre qui n'était connu jusqu'alors que dans la partie supérieure du Vindobonien et dans le Miocène supérieur.

En 1985, Jaeger *et al.* l'ont situé dans le milieu du Miocène moyen, le parallélisant avec le gisement chinois de Xiacaowan, sur la base d'un double argument : ils décrivent d'abord, sous le nom de *Diatomys* sp., une dent isolée qui, écrivent-ils, « pourrait être de taille similaire » à celle du *Diatomys* de Xiacaowan, gisement situé dans le Miocène moyen et à peine plus ancien que celui de Shanwang. Puis ils constatent, dans ce dernier gisement et à Li, la même association des deux genres *Diatomys* et *Stephanocemas*. L'âge des deux gisements, concluent-ils, ne peut être que très voisin.

La même année, nous avons placé le gisement de Li bien plus bas, dans le MN3b au sens de Mein (1979), c'est-à-dire sensiblement au niveau d'Artenay. La découverte postérieure de *Democricetodon* à Artenay a amené Mein (1989) à placer ce gisement à la base de la MN4 et donc d'abaisser légèrement la limite MN3/MN4. En 1990, nous avons donc placé le gisement de Li à la base de la MN4. L'âge estimé alors de l'arrivée des proboscidiens en Europe, c'est-à-dire l'âge d'Artenay qui était censé être le plus ancien gisement à mastodontes de ce continent, était de 18 à 19 Ma.

Depuis, Jacobs *et al.* (1989) ont étudié des *Prokanisamys* du Pakistan et ont attribué à l'espèce *Prokanisamys benjavuni* différentes dents échelonnées de 16,1 à 11,6 Ma. Ils estiment que cette durée de vie d'une espèce est suffisante et concluent que le gisement de Li ne peut pas être plus vieux que 16 Ma. Mais cette fourchette d'âge a été modifiée de 17,0 à 11,9 Ma par Flynn *et al.* (1990). Nous avons montré (*cf.* plus haut) que le matériel attribué par Jacobs et ses collaborateurs à *Prokanisamys benjavuni* était hétérogène, et qu'au moins trois spécimens (GSP 26042, GSP 26046 et GSP 26048) ne pouvaient avoir appartenu à l'espèce de Li, et devaient même correspondre à des lignées différentes. Les conclusions de Jacobs *et al.* sur l'âge de Li doivent donc être considérées comme dépassées. Plus récemment encore,

Ducrocq *et al.* (1994) reprennent les arguments de Jaeger *et al.* (1985) et ceux de Jacobs *et al.* (1981), mais ils ne semblent pas avoir retenu les nôtres sur les *Neocometes*, qu'ils ne discutent même pas, et concluent à un âge miocène moyen, vers 16,1 Ma selon leur figure 4.

Examinons les arguments de Jaeger *et al.* (1985). Ces auteurs ne donnent aucunes mesures, ni de leurs dents de Li, ni de celles de Xiacaowan. Or, chez *Diatomys*, les différences de taille sont importantes entre dents de rang différent et pour chaque dent les variations individuelles de taille ont une grande amplitude (voir notre tableau 1). Aussi ne peut-on pas, sur une comparaison aussi indirecte et sans l'appui d'aucune mesure, avancer que les deux *Diatomys* sont similaires. D'autre part, l'association de deux genres dans un gisement suffit rarement à le dater avec précision. Ainsi, en France, l'association des deux genres *Megacricetodon* et *Anchitherium* est connue d'Artenay (base de la MN4) à Doué-la-Fontaine (base de la MN9), ainsi que dans tous les gisements un peu importants d'âge intermédiaire (La Romieu dans la MN4b, Castelnau-d'Arbieu dans la MN5, Sansan dans la MN6, Steinheim dans la MN7, La Grive dans la MN7-8, Anwil dans la MN8), c'est-à-dire sur une durée d'environ 6 à 7 Ma. À Li, l'association *Diatomys-Stephanocemas* n'apporte donc aucune preuve, mais seulement des présomptions pour un âge miocène moyen. En 1985, ces arguments étaient justifiés pour tenter une approche de l'âge de Li, alors non précisé à l'intérieur du Miocène, mais depuis notre note de 1990, ils sont devenus obsolètes. Ajoutons que les restes de *Diatomys* n'ont pas été trouvés à Xiacaowan même, mais dans deux gisements voisins et d'âge équivalent, Songlinzhuang et Shanggou (Li Chuankei *et al.* 1983), que les auteurs regroupent sous le nom de Xiacaowan, qui est le type de la Formation de Xiacaowan (Li Chuankei *et al.* 1984). Qiu Zhuding nous a aimablement communiqué les mesures des p4 du *Diatomys* de Shanggou. Deux proviennent des récoltes d'avant 1985, elles mesurent respectivement 2,75 × 2,10 et 2,50 × 2,0 mm. Les autres ont 2,40 à 2,50 × 1,95 à 2,00 mm. Ces pièces sont donc nettement plus grandes que celle de Li Mae Long, qui apparaît donc, par le *Diatomys*, plus ancien que Shanggou. Or, Qiu Zhuding et Qiu Zhanxiang (1995) viennent de situer ce gisement de Shanggou dans le Miocène inférieur et plus précisément dans la MN4. Li Mae Long se trouve donc repoussé dans un niveau très bas de la MN4, confirmant nos conclusions en 1990 sur les *Neocometes*.

En effet, comme nous l'avons publié en 1990, le *Neocometes* de Li est plus archaïque que les *Neocometes* européens, en particulier le plus ancien, *Neocometes similis* du gisement d'Erkershofen en Bavière qui date de la MN4. D'autres gisements européens ont livré *Neocometes similis* et tous datent de la MN4, comme par exemple Bézian, Vieux-Collonges et Oyonnax en France, ainsi que Rubielos de Mora en Espagne. Li Mae Long doit donc se placer plus bas que ces gisements. Comme la présence de *Democricetodon* indique un âge postérieur à la MN3, nous le placerons à la base même de la MN4.

Quel est maintenant l'âge exact de la Formation ? D'une part *Diatomys liensis* peut être raisonnablement considéré comme l'ancêtre de *Diatomys shantungensis*. Or ce dernier a été retrouvé dans l'île de Kiusu au Japon, dans la Formation de Fukazuki, datée par la méthode des traces de fission à 18,5 ± 2,5 Ma (Kato & Otsuka 1995), ce qui implique pour le *D. shantugensis* un âge sûrement plus ancien que 16 Ma et entraîne donc pour *D. liensis* un âge au moins égal à 17 Ma. Par ailleurs, ces dernières années en Europe, différents auteurs, par des procédés de datations radiométriques et paléomagnétiques, ont essayé de chiffrer l'âge de la limite MN3/MN4 : Steiniger *et al.* (1989) la placent à 18 Ma, Krijsman *et al.* (1994) entre 17,8 et 18,5 Ma, tandis que plus récemment encore (1996), Berger et Schluneger *et al.* la situent tous aux alentours de 18,3 Ma.

En conclusion, nous placerons le gisement de Li Mae Long au début de la MN4, dont la base, d'après les données les plus récentes, est située entre 17,8 et 18,5 Ma.

CONCLUSIONS

1. Au terme ce cette étude, nous dressons ainsi la liste des mammifères récoltés à Li Mae Long :

Classe MAMMALIA

Ordre MARSUPIALIA
Famille DIDELPHIDAE
Siamoperadectes minutus Ducrocq *et al.*, 1992

Ordre INSECTIVORA
Famille ERINACEIDAE
Thaiagymnura equilateralis n.g. n.sp.
Hylomys engesseri n.sp.
Neotetracus butleri n.sp.
Erinaceinae indet. cf. *Mioechinus*
Famille TALPIDAE
Scapanulus lampounensis n.sp.

Ordre CHIROPTERA
Famille EMBALLONURIDAE
? *Taphozous* sp.
Famille MEGADERMATIDAE
Megaderma sp.
Famille RHINOLOPHIDAE
Rhinolophus yongyuthi n.sp.
Famille HIPPOSIDERIDAE
Hipposideros (*Brachipposideros*) *khengkao* n.sp.
Hipposideros felix n.sp.
Rhinolophoidea indet.
Famille VESPERTILIONIDAE
Ia lanna n.sp.
Famille MOLOSSIDAE
Rhizomops mengraii n.sp.
Vespertilionoidea indet.

Ordre SCANDENTIA
Famille TUPAIIDAE
Tupaia miocenica n.sp.
Ordre PRIMATES
Famille LORISIDAE
? *Nycticebus linglom* n.sp.
Famille TARSIIDAE
Tarsius thailandica Ginsburg *et* Mein, 1987

Ordre RODENTIA
Famille SCIURIDAE
Ratufa maelongensis Mein *et al.*, 1990
? *Atlantoxerus* sp.
Famille DIATOMYIDAE nov. fam.
Diatomys liensis Mein *et* Ginsburg, 1985
Famille CRICETODONTIDAE
Democricetodon kaonou n.sp.
Spanocricetodon janvieri n.sp.
Famille RHIZOMYIDAE
Prokanisamys benjavuni (Mein *et* Ginsburg, 1985)
Famille DENDROMURIDAE
Potwarmus thailandicus (Jaeger *et al.*, 1985)
Famille PLATACANTHOMYIDAE
Neocometes orientalis Mein *et al.*, 1990

Ordre CARNIVORA
Famille MUSTELIDAE
Martes sp.
Famille VIVERRIDAE
? *Semigenetta* sp.

Ordre PROBOSCIDEA
Famille STEGODONTIDAE
? *Stegolophodon* sp.

Ordre PERISSODACTYLA
Famille RHINOCEROTIDAE
Rhinocerotidae indet.

Ordre ARTIODACTYLA
Famille SUIDAE
Conohyus sindiensis (Lyddeker, 1884)
Famille TRAGULIDAE
Siamotragulus haripounchai n.sp.
Famille LAGOMERYCIDAE
Stephanocemas rucha Ginsburg *et* Ukkakimapan, 1983
Famille BOVIDAE
? *Homoiodorcas* sp.

En plus des mammifères, le gisement de Li Mae Long nous a livré des oiseaux étudiés par Cheneval & Mourer-Chauviré (Cheneval *et al.* 1991), ainsi que des reptiles, des amphibiens et des poissons non encore étudiés.

2. Les insectivores sont représentés par cinq formes, parmi lesquelles domine un *Hylomys* de petite taille : *H. engesseri* n.sp.

3. Les chiroptères sont représentés par neuf formes, où domine un *Hipposideros* de moyenne taille : *H. khengkao* n.sp.

4. Chez les rongeurs, huit formes sont représentées. *Potwarmus thailandicus* est de loin l'espèce

la plus répandue de tous les mammifères, suivie de *Diatomys liensis*.

5. *Diatomys liensis*, dont nous avons pu caractériser l'astragale, ne montre aucune adaptation au saut et ne peut donc être rattaché aux Pedetidae, qui, à la même époque, montraient une adaptation à la bipédie et au saut aussi parfaite qu'aujourd'hui. Il est par ailleurs bien différent tant des Geomyidae que des Chapparimyidae. Il correspond à une famille particulière que nous nommons les Diatomyidae nov. Le genre *Fallomus*, un peu plus primitif que *Diatomys*, en est l'ancêtre possible, on peut facilement l'inclure dans la nouvelle famille.

6. Le milieu de vie de la faune de Li Mae Long était une forêt tropicale le long d'une (vaste ?) étendue d'eau très peu profonde.

7. L'âge du gisement se trouve dans la partie inférieure de la MN4, soit aux alentours de - 18 Ma.

Remerciements

Nous adressons nos plus vifs remerciements à nos amis et collègues Qiu Zhuding de Beijing, Hans de Bruijn d'Utrecht, Louis L. Jacobs de Dallas, Everett Lindsay de Tucson, Manuel Ruedi de Zurich, Brigitte Senut et Herbert Thomas de Paris, qui nous ont montré et/ou nous ont procuré des moulages des matériaux qu'ils avaient récoltés ou dont ils avaient la charge. Nous sommes aussi grandement redevables à ceux qui nous ont aidés sur le terrain, le Professeur Benjawaan Ratanasthien, le Département de Géologie de l'Université de Chiangmai ainsi que le Department of Mineral Resources (D.M.R.) de la même ville. Nous remercions également Gerhart Storch et Lawrence J. Flynn qui ont revu le manuscrit. Les dessins ont été réalisés par M. Gaillard et Mmes F. Pilard et M.-T. Mein, les photos au microscope électronique par Mme C. Chancogne, les tableaux par D. Molin. Le texte a été saisi par Mme J. Maréchal. Que tous trouvent ici l'expression de notre gratitude.

RÉFÉRENCES

Beard K. C., Qi Tao, Dawson M. R., Wang Banyue & Li Chuankei 1994. — A diverse new primate fauna from the Middle Eocene fissure fillings in Southeastern China. *Nature* 368: 604-609.

Berger J. P. 1996. — Cartes paléoécologiques et palinspatiques du bassin molassique suisse. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen 202 (1): 1-44.

Bruijn H. de & Hussain S. T. 1984. — The succession of Rodents faunas from the Lower Manchar Formation, Southern Pakistan and its relevance for the biostratigraphy of the Mediterranean Miocene. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, XIV (2) : 191-204.

Bruijn H. de, Hussain S. T. & Leinders J. J. 1981. — Fossil Rodents from the Murree Formation near Banda Daud Shah, Kohat, Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 84 (1): 71-99.

Butler P. M. 1948. — On the evolution of the skull and teeth in the Erinaceidae, with special reference to fossil material in the British Museum. *Proceedings Zoological Society of London* 118 (2): 446-500.

— 1980. — The giant Erinaceid *Deinogalerix* Freudenthal, from the Upper Miocene of Gargano, Italy. *Scripta geologica* 57: 1-72.

Butler P. M. & Hopwood A. T. 1957. — Insectivora and Chiroptera from the Miocene Rocks of Kenya Colony. *Fossil Mammals Africa*, London 13: 1-35.

Cheneval J., Ginsburg L. & Mourer-Chauviré C. 1984. — Découverte d'une avifaune dans le Nord de la Thaïlande. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 299 (19) : 1369-1372.

Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C. & Ratanasthien B. 1991. — The Miocene avifauna of Li Mae Long locality, Thailand, systematics and paleoecology. *Journal of Southeast Asia Earth Sciences* 6 (2): 117-126.

Chopra S. R. K., Kaul S. & R. N. Vasishat 1979. — Miocene tree shrews from the Indian Sivaliks. *Nature* 281: 213, 214.

Dehm R. 1950a. — Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 91B: 321-428.

— 1950b. — Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, N. F. 58: 1-141.

Ducrocq S., Buffetaut E., Buffetaut-Tong H., Jaeger J. J., Jongkanjanasoonthorn Y. & Sutteethorn V. 1992. — First Fossil Marsupial from South Asia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (3): 395-399.

Ducrocq S., Chaimanee Y., Sutteethorn V. & Jaeger J. J. 1994. — Age and paleoenvironment of Miocene mammalian faunas from Thailand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam 108: 119-163.

Engesser B. 1980. — Insectivora and Chiroptera (Mammalia) aus dem Neogenen der Türkei. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 102: 45-149.

Fahlbusch V. 1966. — Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der mittelmiocänen Spatenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. *Mitteilungen der Bayerischen Staatsammlung für Paläontologie und historische geologie* 6: 109-131.

Fejfar O. 1974. — Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) der Miozans der Tschechoslowakei. *Paleontographica*, Abt. A 146: 100-180.

Filhol H. 1890. — Étude sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Bibliothèque de l'École Pratique des Hautes Études* XXXVII (1) : 1-319.

Fleagle J. G. 1988. — *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, San Diego, California, 486 p.

Flynn L. J. 1982. — Systematic Revision of Siwalik Rhizomyidae (Rodentia). *Geobios* 15 (3) : 327-389.

— 1986. — Species longevity, stasis and stairsteps in rhizomyid rodents. *Contributions to Geology University of Wyoming*, Special Paper 3: 273-285.

Flynn L. J., Jacobs L. L. & Cheema I. U. 1986. — Baluchimyinae, a new Ctenodactyloid Rodent Subfamily from the Miocene of Baluchistan. *American Museum Novitates* 2841: 1-58.

Flynn L. J., Pilbeam D., Jacobs L. L., Barry J. C., Berhensmeyer A. K. & Kappelman J. W. 1990. — The Siwaliks of Pakistan: time and faunas in a Miocene terrestrial setting. *Journal of Geology* 98: 589-604.

Frost D. R., Wozencraft W. C. & Hoffmann R. S. 1991. — Phylogenetic Relationships of Hedgehogs and Gymnures (Mammalia, Insectivora, Erinaceidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 518: 1-69.

Gabunia L., Shevyreva N. & Gabunia V. 1985. — Une dent de Marsupial (Marsupialia) dans l'Oligocène inférieur de Zaïssan (Marsupialia) d'Asie. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 281 (3): 683-685.

— 1990. — A new Opposum (Didelphidae, Marsupialia, Metatheria, Mammalia) from the Lowermost Oligocene in the Zaysan Basin (Eastern Kazakhstan). *Paleontological Journal* 24 (1): 61-68.

Ginsburg L. 1988. — The primitive primate (Mammalia) of the Miocene of Li, Lamphun. *Proceedings of the Annual technical Meeting 1987. Department of Geological Sciences*, Chiangmai University, Thailand: 105-114.

Ginsburg L. & Mein P. 1987. — *Tarsius thailandica* n.sp., premier Tarsiidae (Primates, Mammalia) fossile d'Asie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 304 (19) : 1213-1215.

Ginsburg L., Mein P. & Tassy P. 1991. — The Miocene Mammals of Li Basin, Changwat Lamphun, Thailand. *Annual Technical Meeting* 1989 and *IGCP-246 (1991), Report of the Geological Society*, Chiangmai University, Thailand: 101-109.

Ginsburg L. & Tassy P. 1985. — The fossil mammals and the age of the lignite beds in the intramountain basins of Northern Thaïland. *Journal of the Geological Society of Thailand*, Bangkok 8 (1-2): 13-27.

Ginsburg L. & Thomas H 1987. — Découverte d'un nouveau gisement de Vertébrés dans les dépôts continentaux du Miocène du nord de la Thaïlande (Amphoe Pong, province de Phayao). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 304, série II, 18 : 1151-1154.

Ginsburg L. & Ukkakimapan Y. 1983. — Un Cervidé nouveau du Miocène d'Asie et l'âge des bassins intramontagneux du nord de la Thaïlande. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 297, série II : 297-300.

Hofmann A. 1893. — Die Fauna von Göriach. *Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, Vienna 15(6): 1-87.

— 1909. — Säugetierreste aus einigen Braunkohlenablagerungen Bosniens und der Herzegowina. *Wissenschaftliche Mitteilungen der Bosnia und Herzegowina* 11 (III): 558-571.

Jacobs L. L. 1977. — A new genus of murid Rodent from the Miocene of Pakistan and comments on the origin of the Muridae. *PaleoBios* 25: 1-11.

— 1981. — Miocene lorisid primates from Pakistan Siwaliks. *Nature* 289 (5798): 585-587.

Jacobs L. L., Flynn L. J. & Downs W. R. 1989. — Neogene Rodents of Southern Asia, *in* Brack C. C. & Dawson M. R. (eds), Paper in Honor to A. L. Wood, *Natural History Museum of Los Angeles County, Scientifical serie* 33: 157-177.

Jaeger J. J., Tong H., Buffetaut E. & Ingavat R. 1985. — The first fossil rodents from the Miocene of northern Thailand and their bearing on the problem of the origin of the Muridae. *Revue de Paléobiologie*, Genève 4 (1) : 1-7.

Kato T. & Otsuka H. 1995. — Discovery of Oligo-miocene Rodents from West Japan and their geological and paleontological significance. *Vertebrata PalAsiatica* 33 (4): 320-329.

Kaup J. 1839. — *Description d'ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt*, 5 : 90-119.

Krijgsman W., Langereis C. G., Daams R. & Meulen A. J. Van der 1994. — Magnetostratigraphic dating of the Middle Miocene climate change in the continental deposits of the Aragonian type area in the Calatayud-Teruel basin (Central Spain). *Earth Planetary Science Letter* 128: 513-526.

Legendre S. 1982. — Hipposideridae (Mammalia: Chiroptera) from the mediterranean middle and late Neogene, and evolution of the genera *Hipposideros* and *Asellia*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2 (3): 372-385.

— 1984. — Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Revue Suisse de Zoologie* 91 (2) : 399-442.
— 1985. — Molossidés (Mammalia, Chiroptera) cénozoïques de l'Ancien et du Nouveau Monde ; statut systématique, intégration phylogénique des données. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlung* 170 (2): 205-227.
Legendre S., Rich H. V., Rich P. V., Knox G. J., Punyaprasiddhi P., Trümpy D. M., Wahlert J. & Napawongsenewman P. 1988. — Miocene fossil Vertebrates from the Nong Hon - I (A) exploration well of Thai Shell exploratioo and production company limited, Phitsanulöt Basin, Thailand. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8 (3): 278-289.
Li Chuan-Kuei 1974. — A probable Geomyoid rodent from Middle Miocene of Linchu, Shantung. *Vertebrata PalAsiatica* 12 (1): 43-53.
Li Chuankei, Liu Yipu, Gu Yumin, Hou Lianhai, Wu Wenyu & Qiu Zhuding 1983. — The Aragonian Vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu. I - A brief introduction to the fossil localities and preliminary report on the new material. *Vertebrata PalAsiatica* 21 (4): 313-327.
Li Chuankei, Wu Wenyu & Qiu Zhuding 1984. — Chinese Neogene: subdivision and correlation. *Vertebrata PalAsiatica* 22 (3): 163-178.
Lindsay E. H. 1987. — Cricetid rodents of Lower Siwalik deposits, Potwar Plateau, Pakistan and Miocene mammals dispersal events. *Annals of the Institut of Geology Publication of Hungary*, LXX: 483-488.
— 1988. — Cricetid rodents from Siwalik deposits near Chinji village. I: Megacricetodontinae, Myocricetodootinae and Dendromurinae. *Palaeovertebrata* 18: 95-154.
MacInnes D. G. 1957. — A New Miocene Rodent from East Africa. Fossil Mammals of Africa. 12. *British Museum (Natural History), Publications*: 1-35.
Martin T. 1995. — Incisor enamel microstructures and phylogenetic interrelationships of Pedetidae and Ctenodactyloidea (Rodentia). *Berliner geowissenschaften Abhandlungen* 16: 693-707.
Mein P. 1958. — Les Mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 5 : 1-122.
— 1979. — Rapport d'activité du groupe de travail vertébrés. Mise à jour de la biostratigraphie du Néogène basée sur les Mammifères. *Annales de Géologie des Pays helléniques*, Athènes, H. S. : 1367-1372.
— 1989. — Updating of MN zones, *in* Lindsay E. H., Falhlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology. Nato Asi Serie*, A, Life Sciences 180: 73-90.
Mein P. & Ginsburg L. 1985. — Les Rongeurs miocènes de Li (Thaïlande). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 301 (19) : 1369-1374.
Mein P., Ginsburg L. & Ratanasthien B. 1990. — Nouveaux Rongeurs du Miocène de Li (Thaïlande). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 310 : 861-865.
Mourer-Chauviré C., Senut B., Pickford M. & Mein P. 1996. — Le plus ancien représentant du genre *Struthio* (Aves, Struthionidae), *Struthio coppensi* n.sp., du Miocène inférieur de Namibie. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série IIA, 322 : 325-332.
Pickford M. 1988. — Revision of the Miocene Suidae of the Indian Subcontinent. *München geowissenschaften Abhandlungen* A 12: 1-91.
Qiu Zhanxiang & Gu Yumin 1986. — The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiansu - 3. Two carnivores, *Semigenetta* and *Pseudaelurus*. *Vertebrata PalAsiatica* 23 (1): 20-31.
Qiu Zhuding 1986. — Fossil Tupaiid from the Hominoid locality of Lufeng. *Vertebrata PalAsiatica* 24 (4): 308-319.
— 1989. — Fossil Platacanthomyids from the Hominoid locality of Lufeng, Yunnan. *Vertebrata PalAsiatica* 27 (4): 268-283.
Qiu Zhuding & Qiu Zhanxiang 1995. — Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 116: 41-70.
Schluneger F., Burbank D. W., Matter A., Engesser B. & Mödden C. 1996. — Magnetostratigraphic calibration of the Oligocene to middle Miocene (30-15 MA) mammal biozones and depositional sequences of the Swiss Molasse basin. *Eclogae geologicae Helvetiae* 89 (2): 753-788.
Schwartz J. H. & Tattersall I. 1985. — Evolutionary relationships of living Lemurs and Lorises (Mammalia, Primates) and their potential affinities with european Eocene Adapidae. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, New York 60 (1): 1-100.
Sigé B. 1968. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I - Étude systématique. *Paleovertebrata* 1 (3): 65-133.
Skoczen S. 1980. — Scaptonychini Van Valen, 1967, Urotrichini and Scalopini Dobson, 1883 (Insectivora, Mammalia) in the Pliocene and Pleistocene of Poland. *Acta Zoologica Cracoviensa* 24 (9): 411-448.
Steininger F. F., Bernor R. L. & Fahlbusch V. 1989. — European Neogene marine: continental chronologic correlations, *in* Lindsay E. H., Fahlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology. Nato Asi. Serie*, A, Life Sciences 180: 15-46.
Storch G. & Qiu Zhuding 1991. — Insectivores (Mammalia: Erinaceidae, Soricidae, Talpidae) from the Lufeng Hominoid locality, late Miocene of China. *Geobios* 24 (5) : 601-621.

Tassy P., Anupandhanant L., Ginsburg L., Mein P., Ratanasthien B. & Sutteethorn V. 1992. — A new *Stegolophodon* (Proboscidea, Mammalia) from the Early Miocene of northern Thailand. *Geobios* 25 (4) : 511-523.

Thomas H. 1977. — Un nouveau Bovidé dans les couches à Hominoidea du Nagri (Siwaliks moyens, Miocène supérieur), Plateau du Potwar, Pakistan : *Elaschistoceras khauristanensis* gen. et sp. nov. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia). *Bulletin de la Société géologique de France*, (7) XIX, 2 : 375-383.

— 1981. — Les Bovidés miocènes de la formation de Ngorora du Bassin de Baringo (Rift Vallée, Kenya). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 84 (3/4): 335-410.

— 1983. — Les Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène moyen de la Formation Hafuf (Province de Hasa, Arabie saoudite). *Paleovertebrata* 13 (5): 157-206.

Thomas H., Ginsburg L., Hintong C. & Sutteethorn V. 1990. — A new tragulid, *Siamotragulus sanyathanai* n.g., n.sp. (Artiodactyla, Mammalia) from the Miocene of Thaïland (Amphoe Pong, Payao Province). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II, 310 (7) : 989-995.

Wessels W., Bruijn H. de, Hussain S. T. & Leinders J. J. M. 1982. — Fossil rodents from the Chinji Formation, Banda Daud Shah, Kohat, Pakistan. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, sér. B, 85 (3): 337-364.

Whitworth T. 1958. — Miocene ruminants of East Africa, *in Fossil Mammals of Africa*, British Museum of Natural History, London 15: 1-50.

Zeng Shaohua 1993. — *Quaternary Rodents of Sichuan - Quizhou area, China*. Science Press, Beijing: 1-270.

Soumis pour publication le 14 janvier 1997 ;
accepté le 19 juin 1997.

The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site "Apollonia-1", Mygdonia basin of Greece

Dimitris S. KOSTOPOULOS
University of Thessaloniki, Department of Geology,
54006 Thessaloniki (Greece)

Kostopoulos D. S. 1997. — The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site "Apollonia-1", Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas* 19 (4) : 845-875.

KEY WORDS
Artiodactyls,
Cervidae,
Bovidae,
early Pleistocene,
Apollonia-1,
Greece.

ABSTRACT
The artiodactyls from the early Pleistocene locality of Apollonia-1 (APL) are described and compared. The cervid *Megaloceros* sp., as well as the bovids *Bison* (*Eobison*) sp., *Soergelia brigittae* n.sp., *Praeovibos* sp., *Pontoceros ambiguus mediterraneus* n.ssp. and a Caprinae indet. are recognized. A latest Villafranchian age (MNQ20) could be suggested for the locality of Appolonia-1. The environment, during that time, has been reconstructed as a warm and dry period with seasonal rainfalls.

MOTS CLÉS
Artiodactyles,
Cervidae,
Bovidae,
Pléistocène inférieur,
Apollonia-1,
Grèce.

RÉSUMÉ
Les artiodactyles du Pléistocène inférieur de la localité d'Apollonia-1 (APL) sont déterminés et discutés dans le présent article. Ce gisement a livré les restes du cervidé *Megaloceros* sp. ainsi que ceux des bovidés *Bison* (*Eobison*) sp., *Soergelia brigittae* n.sp., *Praeovibos* sp., *Pontoceros ambiguus mediterraneus* n.ssp., un Caprinae indét. est présent. L'âge Villafranchien terminal (MNQ20) peut être suggéré pour ce gisement fossilifère. Pendant cette période, l'environnement du site d'Apollonia aurait été caractérisé par la prédominance de saisons chaudes et sèches entrecoupées de violents orages.

INTRODUCTION

The fossiliferous site "Apollonia-1" (APL), found during the summer 1991 (Koufos *et al.* 1992), is situated 60 km NE to Thessaloniki, in the eastern part of the Mygdonia basin. The locality belongs to the Platanochori Formation (Premygdonian Group), consisting of fluviolacusrrine sediments (Koufos *et al.* 1995).

The excellenr preservation of the APL material allows a detailed description and a precise comparison. The systematic study of artiodactyls was a part of the Ph.D Thesis, completed by the aurhor (Kostopoulos 1996) under the scientific supervision of Prof. G. Koufos. An extended summary of this work, with emphasis to the new or particular forms of artiodactyls, is given in the presenr article. Moreover, some new specimens, collected during summer 1996, are also described and compared. The association of artiodactyls from APL provides important palaeoecological and biochronological informations, already discussed by Kosropoulos (1996) and Kosropoulos & Koufos (in press).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Family CERVIDAE Gray, 1821
Genus *Megaloceros* Brookes, 1828
Megaloceros sp.
(Fig. 1, Tables 1-3)

Megaloceros (*Megaceroides*) sp. Kostopoulos *et* Koufos, 1994: 1270.

MATERIAL. — Frontlet, APL-212; proximal part of antler, APL-206, 357, 434; distal part of antler, APL-241, 489; part of maxilla with dP2-dP4, APL-326, 529; part of maxilla with dP3-M1, APL-482; part of maxilla with P2-M3, APL-243, 274, 325, 401; part of maxilla with P2-P4, APL-37; P3-P4 *in situ*, APL-506; M3 *in situ*, APL-483; P3, APL-152; M1, APL-141.

Part of mandibular ramus with dp2-dp4, APL-36, 327, 467; part of mandibular ramus with dp3-dp4, APL-507; part of mandibular ramus with p2-m3, APL-33, 384, 402, 491; m3 *in situ*, APL-28.

Distal part of humerus, APL-298; McIII+IV, APL-334, 376, 385; radius + part of ulna, APL-576; proximal part of McIII+IV, APL-198, 230, 231, 312, 504; astragalus, APL-359; calcaneum, APL-216, 217, 255, 291, 292, 359; cubonavicular, APL-219, 273, 296, 359; MtIII+IV, APL-199, 354; proximal part of MtIII+IV, APL-245, 271, 359; first phalanx, APL-253; third phalanx, APL-580.

DESCRIPTION

The skull is only known by a parr of the fronrals with the proximal segment of the antlers. The frontal region berween the pedicels is flar (Fig. 1A). The interfrontal suture is slightly elevated in front of the antlers. In lateral view, the frontals form an angle of about 90°. The breadth of the skull posteriorly to the antlers is almosr 120 mm. The supraorbital pits are double, situated in shallow depressions of the frontals. The pedicels are strong, cylindrical and relatively high. The divergence of the antlers reaches almost 90°. The proximal part of the antlers is almost straight, directed laterally and distally. The internal distance berween the antlers (between the burrs) is 187 mm, indicating a wide separation. The burr is rounded-oval shaped. The proximal part of the beam, above the burrs, is cylindrical. The beam is slightly curved backwards at the level of the firsr appeared tine. At the same level, the beam is compressed laterally. The first appeared tine is inserted anreriorly and relatively far up to the burr (71.8 mm in a young individual and 121.5 mm in an adulr one). Its section is subrounded at the base and becomes more compressed to rhe top. It is direcred anteriorly and slightly larerally. The anterior part of the first appeared tine is bifurcated in rhe specimen APL-357, where ir is completely preserved (Fig. 1B). In the same specimen, rhe maximal length of the first appeared rine is almost 240 mm. The distance between rhe first and the second tine exceeds 130 mm. The distal part of the beam should be partly palmate. The specimens APL-241, 489, originated from the distal part of the antlers, present a strong lateral compression and secondary bifurcations. The surface of the anrlers is well grooved by fine longitudinal furrows.

The preorbital foramen is situated above P2. The length P2-M3 varies between 134.4 mm and 157.1 mm. The premolar row is relatively elon-

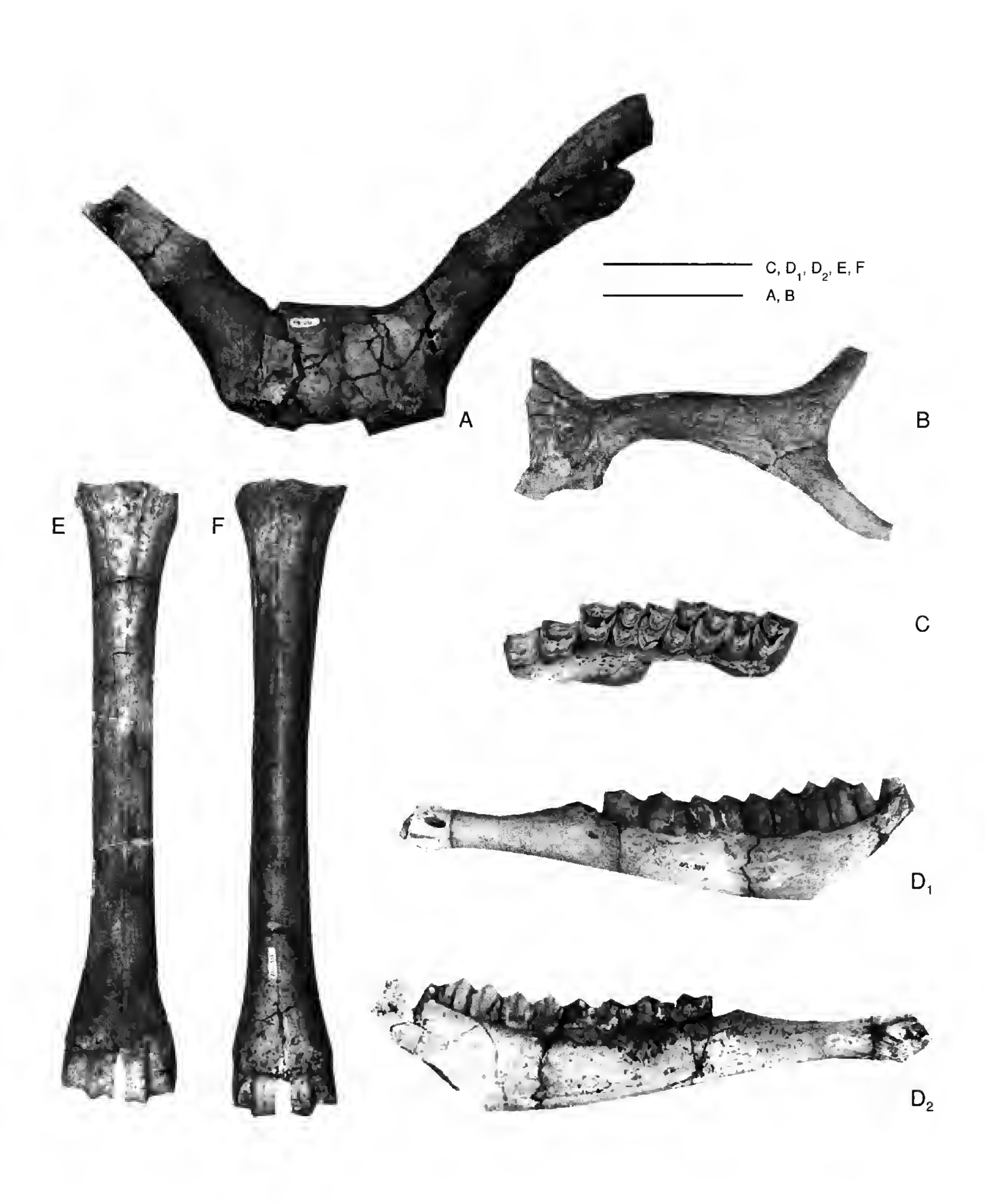


FIG. 1. — *Megaloceros* sp., Apollonia-1 (APL), Macedonia, Greece. **A**, APL-212, frontlet, anterior view; **B**, APL-357, first tine, lateral view; **C**, APL-243, right maxilla, occlusal view; $\mathbf{D_1}$, APL-384, left mandibular ramus, labial view; $\mathbf{D_2}$, APL-384, left mandibular ramus, lingual view; **E**, APL-385, metacarpal, anterior view; **F**, APL-334, metacarpal, anterior view. Scale bars: 10 cm.

gated comparatively to the molars one. The index "LP2-P4 × 100/LM1-M3" is 69.8-76.4. P2, 3 are molarized lingually. All the upper premolars present a strong hypoconal fold ("*éperon hypoconal*" according to Heintz 1970). The upper molars have strong pillars and styles. The unworn or slightly worn molars present a protoconal fold ("*pli protoconal*"). The M3 of the specimen APL-141 has a strong protoconal fold, as well as a weak anterior hypoconal fold ("*pli hypoconal*"). The "*éperon hypoconal*" is variably developed; it is present in the specimens APL-274, 483 but absent from the specimen APL-243. The development of the cingulum varies also but it is present in the majority of the molars.

The mandibular ramus is straight, shallow and relatively wide (Fig. 1D). The diastema i3-p2 is longer than 90 mm. A secondary mental foramen is situated below the posterior end of p2. The length p2-m3 is 162.7-182 mm. The index "Lp2-p4 × 100/Lm1-m3" is 64-72; p2 is relatively large. Its paraconid is connected with the parastylid, while the talonid is closed. The paraconid of p3 is distinguished from the parastylid in the unworn specimens. The second valley is open. The metaconid is strong and sub-triangular shaped. There is no labial furrow between the protoconid and the hypoconid. p4 presents some morphological variations. The unworn specimens APL-402, 491 have a closed trigonid and a lingually well curved metaconid. The specimens APL-33, 384 have an open second valley and an elongated metaconid directed distally. The third valley is always narrow and deep but remains open. The protoconid is distinguished from the hypoconid by a strong labial furrow. In general, p4 presents a closed trigonid (50%) and a closed talonid (100%). The lower molars have a strong cingulum and a well developed anterior fold ("*pli antérieur*" according to Heintz 1970). A slender basal pillar is also present between the lobes. It is double in m1 and single in m2, 3.

The radius is elongated and relatively slender. The coronoidal processus is not very marked, while the radial tuberosity is strong. The metapodials are extremely elongated and relatively slender. The calcaneum is high. The cubonavicular presents a shallow disto-lateral projection. The index "L metacarpal/L radius" is 0.93.

Discussion

The origin and the systematic position of Megacerini (= Megalocerini) among the family Cervidae remain debatable. The late Miocene genera *Praesinomegaceros* and *Neomegaloceros* are considered as the first representatives of the tribe (Vislobokova 1990, 1992; Vislobokova & Changkang 1990), while the early Villafranchian species *Arvernoceros ardei* is considered as the first occurence of the tribe in Europe (Heintz 1970; Vislobokova 1992). For the Pleistocene megaloceres of Europe, the greatest problem concerns the nomenclature of the referred genera and species. The different generic names, proposed for the same or similar forms, as well as the different systematic divisions of the group of megaceres, provoke an incredible confusion (see Radulesco & Samson 1967; Azzaroli 1979; Vislobokova & Changkang 1990; Azzaroli & Mazza 1992...). Nevertheless, the majority of the researchers agree with the presence of two distinct groups within the tribe of European megaceres: the group *verticornis* and the group *giganteus*. In the present study, I prefer to use a simple nomenclature, based on the proposal of Azzaroli (1976) (*fide* Azzaroli 1979; Abbazzi 1991), to avoid a new confusion. Thus, I generally – but not dogmatically – accept the presence of a single genus *Megaloceros*, which is divided in two groups: the group *giganteus* [= *M.* (*Megaloceros*) = *Megaceros* = *Megaloceros* = *Dolichodoryceros*] and the group *verticornis* [= *M.* (*Megaceroides*) = *Megaceroides* = *Praemegaceros* = *Orthogonoceros*].

The species of *Megaloceros* are distinguished from *Eucladoceros* by: (1) the arrangement of the antlers, forming a divergence angle larger than 90° (< 90° in *Eucladoceros*); (2) the curving of the beam, which trends to be horizontal above the second tine; (3) the absent or rudimentary first tine in basilar position (close to the burr); (4) the insertion of the second tine on the upper surface of the beam; (5) the larger size; (6) the more robust metacarpals with robusticity index larger than 18 (< 17 in *Eucladoceros*) and (7) the low disto-lateral projection of the cubonavicular (according to Radulesco & Samson 1967; Abbazzi 1991).

The morphological features of the APL cervid

TABLE 1. — Skull and antler measurements of several European Pleistocene Megacerini (*, measurements from Radulesco & Samson 1967): 1, circumference of the pedicel; 2, DT of pedicel; 3, DAP of pedicel; 4, internal distance between pedicels; 5, external distance between pedicels; 6, internal distance between burrs; 7, circumference of burr; 8, DT of burr; 9, DAP of burr; 10, circumference of the beam above the first tine (point 1); 11, DT at point 1; 12, DAP at point 1; 13, distance between first and second tine; 14, DT of the first tine; 15, DAP of the first tine; 16, distance between the burr and the first tine (according Heintz 1970); 17, distance between the burr and the base of the first tine (after Radulesco & Samson 1967, modified).

Antlers	***Megaloceros* sp.** (APL) n (max) = 4	***M. arambourgi*** (Roumania) Radulesco & Samson 1967	***P. mosbachensis*** (Mosbach) Soergel 1927*	***Praemegaceros* sp.** (Voigstedt) Kahlke 1958*
1	165-170	190-199	200	171-199.8
2	47.8-54.6	64.0-66.8	68.0	63.4-70.6
3	51.3-55.4	56.5-58.0	63.0	48.1-56.8
4	175	79.5-100	140	75.0-129.8
5	250	187.5-214	252	180.0-225.3
6	187	80.0-94.0	–	–
7	200-225	230-267	–	213-255
8	58-69	70.7-80.2	–	–
9	64.5-73.1	74.5-85.5	–	–
10	150-160	185-205	–	175-204
11	40-47	67.5-73.8	54.5	54.0-65.0
12	48.3-59.2	48.0-56.0	59	54.0-65.0
13	>130	100	–	–
14	24-44	50	30	37.0-44.0
15	39.6-55.3	47	41	43.0-52.0
16	72-121.5	–	–	–
17	–	–	–	–

Antlers	***P. cf. verticornis**** (Suessenborn) Kahlke 1956-1959	***P. soleilhacus*** (Venta Micena) Menendez 1987	***Orthogonoceros verticornis*** Melentis 1967 (one frontlet)	**Cervidae indet.** (Libakos) Steensma 1988 (one frontlet)
1	203-234	160.4-187.0	180-183	–
2	70.0-81.0	53.4-60.1	–	61.5-62.2
3	55.0-79.0	48.7-64.0	–	50.0-51.0
4	114-135	148.4	–	–
5	219.5-231.0	159.8	–	–
6	102-145	–	100	116
7	136-268	161.5-227.3	228-236	–
8	–	51.7-75.6	–	55.5-72.0
9	–	51.1-69.5	–	46.0-70.0
10	166-212	–	–	–
11	53.0-78.0	–	60.0-62.0	49
12	47.0-61.0	–	55.0-56.0	52.5
13	–	–	–	450
14	20.0-47.0	–	–	–
15	34.0-63.0	–	–	–
16	–	193.4	>70	121-130
17	–	–	60.0-63.0	–

such as the very large size, the strong divergence of the antlers (90°), the relatively robust metacarpals (robusticity index = 17.3-18.7) and the low disto-lateral projection of the cubonavicular, show great similarity with *Megaloceros* s.l.

The representatives of the *giganteus* group are characterized by concave frontals between the pedicels, horizontally extended beam, palmate or

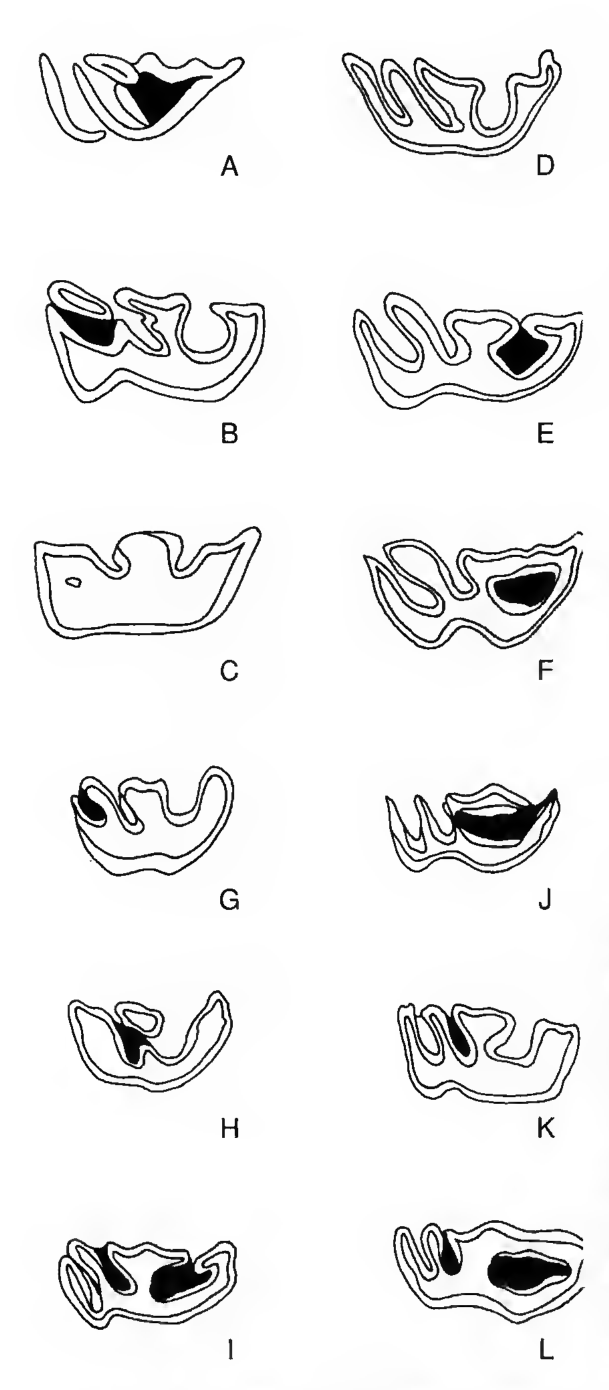
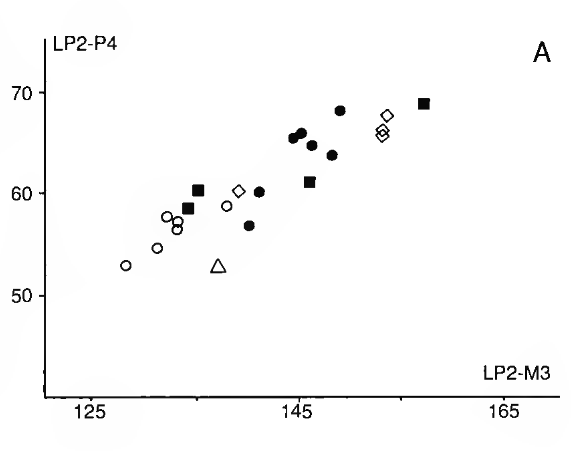


FIG. 2. — *Megaloceros* sp., APL, Macedonia, Greece. Comparison of the p4 structure of several European megaceres (data from Abbazzi 1991, modified): **A**, APL-491; **B**, APL-384; **C**, APL-33; **D**, *M. soleilhacus*, Venta Micina VM84 C3B8.30; **E**, *M. soleilhacus* VM84 C3L7.40; **F**, *M. soleilhacus* VM82 C60; **G**, *M. verticornis*, Süssenborn, Süss 7130; **H**, *M. verticornis*, Süssenborn, Süss 1965/2430; **I**, *Megaloceros* sp. Voigstedt, Voi.524; **J**, *M. sussenbornis*; **K**, *M. obscurus* (= "*boldrinii*"), Italy; **L**, *M. obscurus* (= "*boldrinii*"), Italy. Not to scale.



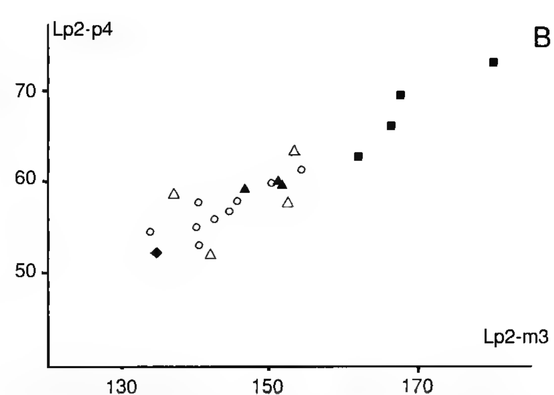


FIG. 3. — *Megaloceros* sp., APL, Macedonia, Greece. Scatter diagrams comparing the upper (**A**) and lower (**B**) toothrow of several European megaceres (data from Menendez 1987; Abbazzi 1991, modified for A): ■, *Megaloceros* sp. APL; ◇, *Megaloceros giganteus*; ●, *M. giganteus* from Ofnet; ○, *Praemegaceros soleilhacus* from Venta Micena; △, *Megaceroides "boldrini"* from Pietrafitta; ◆, *Megaloceros* sp. from Val di Chiana; ▲, *Praemegaceros* sp. from Voigstedt.

pteroid first tine in basal insertion (close to the burr) and absence of the second tine. On the other hand, the forms included to the *verticornis* group are characterized by flat or convex frontals, small or rudimentary first tine and large second tine, descending to a proximal insertion, curved and not palmate (Radulesco & Samson 1967; Abbazzi 1991; Azzaroli & Mazza 1992). The flat frontals of APL-212 indicate that the studied cervid is closer to the forms of *verticornis* group. Nevertheless, the beam of the APL cervid is more straight than that of the typical forms of this group (*Praemegaceros verticornis*, *P. soleilhacus*) and it is directed laterally and distally but not horizontally. Moreover, the angle of divergence is

TABLE 2. — *Megaloceros* sp., APL, Macedonia, Greece. Dental measurements: **Lo**, occlusal length; **la**, breadth of anterior lobe; **lp**, breadth of posterior lobe; **lt**, breadth of talonid; **l**, maximal breadth; **s**, standard deviation; **v**, coefficient of variability.

	n	mean	min	max	s	v
Maxilla						
LPM	4	143.20	134.4	157.1	10.80	7.5
LP	5	63.03	58.5	69.0	4.40	7.0
LM	4	85.45	78.8	95.0	7.40	8.6
P2 Lo	3	22.50	21.2	23.3	1.14	5.0
P2 l	4	20.56	19.3	22.0	1.12	5.5
P3 Lo	5	22.40	20.8	23.8	1.41	6.3
P3 l	6	21.85	20.1	22.5	0.89	4.0
P4 Lo	5	20.95	20.0	23.0	1.23	6.0
P4 l	6	24.65	21.2	27.0	1.98	8.0
M1 Lo	5	30.16	27.5	31.9	1.97	6.5
M1 la	5	25.34	22.2	28.9	2.43	9.6
M1 lp	3	26.60	25.0	28.4	1.70	6.4
M2 Lo	2	32.90	32.5	33.3	–	–
M2 la	4	31.06	30.2	32.9	1.25	4.0
M2 lp	5	29.32	28.0	30.5	1.00	3.4
M3 Lo	3	30.90	30.3	31.4	0.55	1.8
M3 la	5	30.16	29.7	31.1	0.55	2.0
M3 lp	4	27.03	26.7	27.6	0.38	1.4
Mandible						
LPM	4	168.90	162.7	182.0	9.00	5.3
LP	4	68.11	63.3	73.6	4.50	6.6
LM	4	100.40	96.1	109.5	6.20	6.1
p2 Lo	3	16.53	16.0	17.0	0.50	3.0
p2 l	3	10.00	9.6	10.4	0.40	4.0
p3 Lo	4	23.10	21.9	25.0	1.34	5.8
p3 l	3	13.00	12.5	13.4	0.45	3.4
p4 Lo	4	24.93	24.3	26.1	0.79	3.2
p4 l	4	14.50	13.0	15.4	1.06	7.3
m1 Lo	3	28.60	27.5	30.5	1.70	5.8
m1 la	4	17.80	17.0	18.9	0.80	4.5
m1 lp	4	18.10	17.2	18.7	0.66	3.7
m2 Lo	4	31.10	30.0	32.0	0.92	3.0
m2 la	4	18.70	16.7	20.2	1.74	9.3
m2 lp	3	18.10	17.5	19.1	0.88	5.0
m3 Lo	5	39.64	36.9	42.1	2.43	6.1
m3 la	4	19.06	17.6	20.4	1.22	6.4
m3 lp	3	19.06	17.4	20.2	1.47	7.7
m3 lt	4	11.50	10.8	12.0	0.50	4.3

90° in APL, while it is larger in *Megaloceros* s.l. and smaller in *Eucladoceros,* indicating probably an intermediate character for the APL cervid.

As regards to the antler morphology of the studied cervid, the first tine, generally situated close to the burr, is totally missing. The first appeared tine of the APL antlers is strongly elongated, directed laterally and anteriorly, while it is not curved at its base. Moreover, it is compressed laterally and bifurcated (APL-357). These features are far enough from those of the *verticornis* group. The bifurcation of this tine cannot be considered as a stable character, since it is observed only in one specimen.

Steensma (1988) notes that the insertion of the lowest tine on the anterior surface of the beam and its structure (strong, palmate) are evidence that it is a first tine. In *Praemegaceros* (= *Megaceroides*) the true first tine is rudimentary or absent. The lowest tine of the APL cervid is

TABLE 3. — *Megaloceros* sp., APL, Macedonia, Greece. Limb-bones measurements: **1**, length (max); **2**, DT proximal; **3**, DAP proximal; **4**, DT diaphysis; **5**, DAP diaphysis; **6**, DT distal (articular); **7**, DAP distal (articular).

	n	mean	min	max	s	v
Radius						
1	1	408.00	–	–	–	–
2	1	90.70	–	–	–	–
3	1	82.50	–	–	–	–
4	1	52.00	–	–	–	–
5	1	33.00	–	–	–	–
6	1	82.80	–	–	–	–
7	1	58.00	–	–	–	–
McIII+IV						
1	3	379.60	372.3	385.0	6.56	1.7
2	8	63.36	56.7	68.5	4.10	6.5
3	7	42.45	36.4	49.5	5.59	13.1
4	3	38.40	38.0	39.2	0.69	1.8
5	3	38.96	37.9	39.6	0.93	2.4
6	3	68.33	66.7	69.7	1.52	2.2
7	3	43.90	42.6	45.0	1.21	2.8
MtIII+IV						
1	2	391.30	388.5	394.1	–	–
2	5	52.83	50.3	55.2	1.95	3.7
3	5	58.56	56.5	60.6	1.54	2.6
4	4	33.20	31.0	37.2	2.90	8.7
5	4	38.95	37.0	42.0	2.14	5.5
6	3	65.20	63.1	68.3	2.71	4.1
7	3	41.96	40.4	43.1	1.40	3.3
Phalanx I						
1	1	80.20	–	–	–	–
2	1	30.00	–	–	–	–
3	1	36.90	–	–	–	–
4	1	23.25	–	–	–	–
5	1	23.10	–	–	–	–
6	1	27.80	–	–	–	–
7	1	26.00	–	–	–	–

also strong, compressed, bifurcated and it descends to an anterior insertion, indicating that it is the first tine but not the second one. This feature differenciates the APL cervid from the group *verticornis*. A strong first tine, inserted anteriorly, characterizes *Eucladoceros*. Moreover, several species of the latter genus (*E. sedgwicki*, *E. dicranios*) present a bifurcared first tine as it happens in the APL cervid.

The dimensions of the antlers show that the APL cervid has a smaller pedicel and a more slender beam than the species *P. arambourgi*, *P. mosbachensis*, *P.* sp. (Voigstedt), *P.* cf. *verticornis* (Süssenborn), *O. verticornis* (Aliakmon, Greece) and Cervidae indet. (Libakos, Greece) (measurements 1-10, Table 1). Additionally, the antler's divergence, expressed as the distance between the burrs (measurements 4, 6, Table 1) is significantly larger in APL than in the other forms.

The morphological features of the dentition cannot differentiate the APL cervid from the rest of the Megalocerini, because of the great morphological variation. However, the p4 of the APL cervid presents a particular morphology with generally advanced molarization, represented by two types, that of the Voigstedt megalocere and *P. soleilhacus* from Venta Micena (Spain; Fig. 2). Moreover the structure of the metaconid differenciates the APL p4 from the other species.

The length P2-M3 varies in APL from

134.4 mm to 157.1 mm. The maximal observed values are 137.6 mm in *P. soleilhacus* from Venta Micena and 144.6 mm in *M.* "*boldrini*" from Pietrafitta (Italy), while in fourteen specimens of *M. giganteus* this length varies between 140-156 mm (data from Bonifay 1981; Menendez 1987; Abbazzi 1991). The length p2-m3 is 162.7 mm-182 mm for the APL cervid, *vs* 133.1-154.4 mm (n = 9) for *P. soleilhacus* from Venta Micena, 143.5-144.2 mm (n = 2) for *P. verticornis* from Süssenborn, 149-154.4 mm (n = 4) for *P.* sp. from Voigstedt, 152.4-161 mm (n = 4) for *M.* "*boldrini*" from Italy and 155-166 mm for *M. giganteus* (data from Bonifay 1981; Menendez 1987; Abbazzi 1991). Obviously, the APL cervid has a clearly larger toothrow than all the other known forms of European Pleistocene Megalocerini (Fig. 3). Similar values are observed in the Asiatic genus *Sinomegaceros* (P2-M3 = 156 mm, p2-m3 = 171-173 mm; Sotnikova & Vislobokova 1990).

The metapodials of the APL cervid (Table 3) are larger than those of *M.* "*boldrini*", *M.* cf. "*boldrini*", *Praemegaceros* sp. (Voigstedt), *P. verticornis* (Süssenborn), *M. verticornis* (Colle Curti, Italy), *P.* gr. *verticornis* (Petralona, Greece) and *P. soleilhacus* (Venta Micena). The more distinctive metrical differences concerns the length of McIII+IV and MtIII+IV as well as the height of the calcaneum (Fig. 4). Moreover, the proportions of the APL cervid are much larger than those of the known forms of European megaloceres. Nevertheless, a single MtIII+IV from Venta Micena is close in size to that of APL.

In conclusion and according to all the available data, the following proposal can be made:

– The majority of the morphological and metrical characters of the APL antlers, toothrows and limb bones show that the APL cervid could be attributed to the genus *Megaloceros* s.l. Nevertheless, some plesiomorphic (?) features of the antlers indicate affinities to *Eucladoceros*.

– The APL cervid is differentiated from the known species of European *Megaloceros* by its much larger size, the larger distance between the antlers, the more slender beam, the smaller pedicels, the arrangement and the structure of the first tine, the larger toothrow, the moderate value of the index "length of premolar row/length of

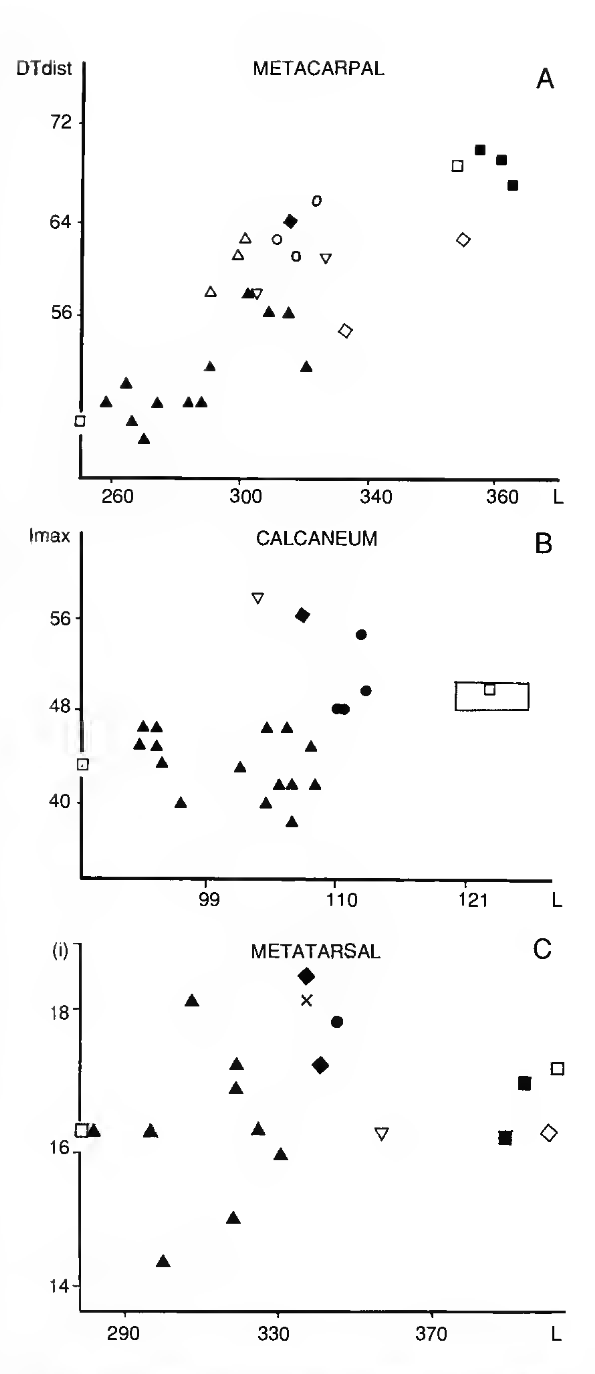


Fig. 4. — *Megaloceros* sp., APL, Macedonia, Greece. Scatter diagram comparing the proportions of the metacarpals (**A**), of the calcaneum (**B**) and of the metatarsals (**C**) of several European megaceres (after Abbazzi 1991; modified). ■, *Megaloceros* sp. APL (□ in B); ▲, *Eucladoceros*; □, *M. arambourgi* from Romania; ○, *Praemegaceros verticornis* from Süssenborn; ◇, *Praemegaceros soleilhacus* from Venta Micena; ◆, *Megaceroides* "*boldrinii*" from Pietrafitta; Δ, *M.* gr. *verticornis* from Petralona; ●, *M. verticornis* from Colle Curti; ×, *Praemegaceros* sp. from Voigstedt. lmax = maximal large (DT); (i) = "DTdistal × 100/L".

the molar row" (73.7 and 67.8 for the upper and lower toothrow respectively) situated between *Megaloceros* and *Eucladoceros*, the particular morphology of p4 and the strongly elongated and moderately robust metapodials and radius.

Since the systematic position of the APL cervid is not clear, and taking into account the great confusion among the Pleistocene megaloceres, I prefer – for the moment – to refer the APL cervid to *Megaloceros* sp., waiting for new data to refine its determination. Nevertheless, the extremely large dimensions of the APL form, as well as the particular morphology of its antlers and teeth, could support the erection of a new taxa, at specific level at least.

Family BOVIDAE Gray, 1821
Subgenus *Bison* (*Eobison*) Flerov, 1972
***Bison* (*Eobison*)** n.sp.
(Fig. 8, Tables 4-6)

MATERIAL. — Part of maxilla with dP2-M2, APL-145; part of maxilla with dP3-M2, APL-417; part of maxilla with dP2-dP4, APL-191, 418, 458; part of maxilla with dP3-M1, APL-32, 488, 492; part of maxilla with dP4-M2, APL-416; part of maxilla with dP4-M1, APL-29; part of maxilla with dP4, APL-473; part of maxilla with P2-M3, APL-269, 419; part of maxilla with P3-P4, APL-264; part of maxilla with M1-M3, APL-34, 270, 432, 433, 448, 488; part of maxilla with M1-M2, APL-505; part of maxilla with M2-M3, APL-487; P3, APL-442, 511, 512, 513; P4, APL-503, 510; M1, 2, APL-399, 472, 497; M3, APL-240, 263, 495.

Part of mandibular ramus with dp2-dp4, APL-240; part of mandibular ramus with dp3-dp4, APL-31, 38, 464; part of mandibular ramus with dP3-M1, APL-421, 504; part of mandibular ramus with dp2-m1, APL-422, 429; part of mandibular ramus with dp4-m1, APL-493; part of mandibular ramus with dp4-m2, APL-456; part of mandibular ramus with p2-m3, APL-478; part of mandibular ramus with p2-m1, APL-477; part of mandibular ramus with p3-m3, APL-27; part of mandibular ramus with p4-m3, APL-259.

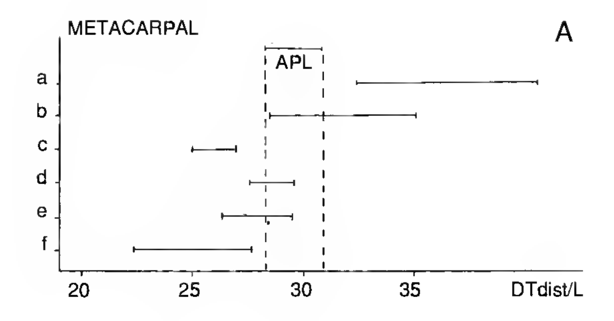
Humerus, APL-575; distal part of humerus, APL-297, 501; proximal part of radius, APL-203, 288; distal part of radius, APL-373; carpals, APL-373; McIII+IV, APL-51, 95, 96, 196, 262, 373, 414, 446; proximal part of McIII+IV, APL-78, 144, 218, 221, 247, 279, 284, 285, 300a, 428, 455, 494; astragalus, APL-43, 46, 59, 65, 215, 273, 300b, 425, 453, 454; calcaneum, APL-44, 146, 499; cubonavicular, APL-64, 85, 205, 220, 249; MtIII+IV, APL-41, 66, 94, 97, 192, 193, 194, 200, 249, 521; proximal part of MtIII+IV, APL-80, 101, 107, 207, 391; distal part of MtIII+IV, APL-79, 208; first phalanx, APL-128, 373s, 373d; second phalanx, APL-373s, 373d; third phalanx, APL-373s, 373d.

DESCRIPTION

The teeth are moderately hypsodont with a relatively strong presence of cement. The length P2-M3 is 135-137 mm with index "LP2-P4 × 100/LM1-M3" = 69.4-77.3. The hypsodonty index (height of parastyle × 100/L occlusal) is 126.5 for M1 (APL-458), 144.3 for M2 (APL-505) and 136.5-153.7 for M3 (n = 3). P2, 3 have a posterior hypoconal fold. The rear cavity of P4 does not have indentations and trends to form an inverse U. The enamel of the lingual face of the molars is well rippled, while the base of their crown is swollen. The styles are strong. The entostyle is also strong, high and wide; it is connected with the posterior lobe. The index "height of the entostyle × 100/height of the parastyle" is 70-81 for M3 (n = 3). In M2, 3 there is a variably developed posterior hypoconal fold. In M3 and in several M2 there is also a central islet.

The index "Lp2-p4 × 100/Lm1-m3" is 56, indicating a short premolar row. p2 is small. p3 is elongated and relatively narrow. The parastylid is strong, well separated from the paraconid. The metaconid is elongated and subparallel to the anteroposterior axis of the tooth. The second and third valleys are open, filled with cement. The protoconid is distinguished from the hypoconid by a shallow furrow. p4 is elongated and narrow. It is similar to p3 but its metaconid is more robust and parallel to the anteroposterior axis of the tooth. The second valley is deeper and narrower than in p3, while the third valley closes in advanced stages of wear. The hypoconid is stronger than in p3 and it is separated from the protoconid by a vertical furrow. The lower molars are prismatic and narrow. The parastylid and the entostylid are weak. There is no goat fold. The talonid of m3 is semicircular with flat internal wall. The ectostylid is slender, high and it is connected with the anterior lobe.

The preserved limb bones indicate a relatively



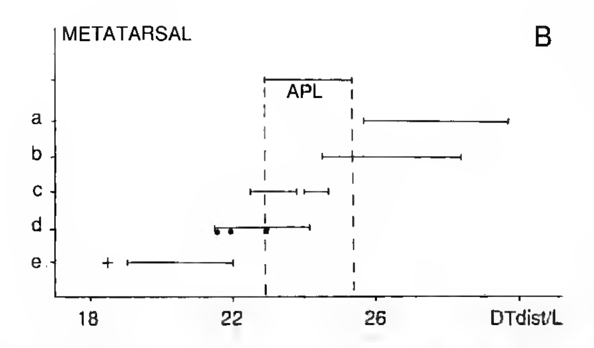


FIG. 5. — *Bison* (*Eobison*) n.sp., APL, Macedonia, Greece. Diagram comparing the distribution of the index "DTdistal/L" for the metapodials of several early Pleistocene Bovini (data from Moya-Sola 1987; Sala 1987; Masini 1989; Tsoukala 1989). **A**, metacarpal: APL (n = 6); **a**, *Bison priscus* (n = 8); **b**, *Bison schoetensacki* (n = 10); **c**, ? *Eobison* sp., Venta Micena (n = 13); **d**, *Eobison degiulii* (n = 7); **e**, "*Leptobos*" *vallisarni* (n = 4); **f**, *Leptobos etruscus* (n = 21). **B**, metatarsal: APL (n = 9); **a**, *Bison priscus* (n = 6); **b**, *Bison schoetensacki* (n = 2); **c**, *Eobison degiulii* (n = 4); **d**, ? *Eobison* sp., Venta Micena (n = 8); **e**, *Leptobos etruscus* (n = 21); ●, *E. palaeosinensis*; +, "*L.*" *vallisarni*; ■, *Leptobos* sp., Selvella (Italy).

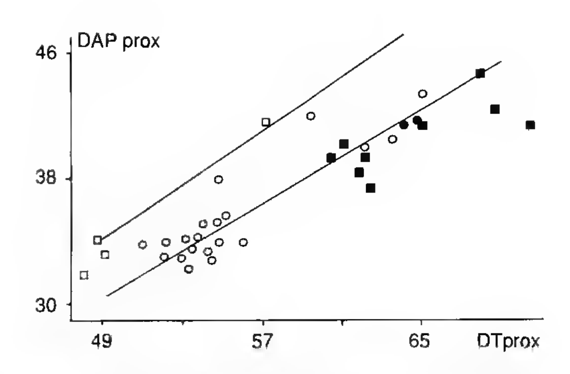


FIG. 6. — *Bison* (*Eobison*) n.sp., APL, Macedonia, Greece. Scatter diagram comparing the proportions of the proximal epiphysis of the metacarpal (after Moya-Sola 1987, modified): ■, *Bison* (*Eobison*) n.sp. APL; ○, ? *Eobison* sp., Venta Micena; □, *Leptobos etruscus*, Seneze; ●, *Bison schoetensacki*, Durfort (Brugal 1994).

delicate bovine. The humerus is elongated and robust. The humeral crest is well developed and the deltoid tuberosity is strong. The lateral epicondylar crest is weak. The tuberosities of the teres major and minor are well marked. The intertubercular sulcus and the coronoid fossa are deep. The trochlea is clearly more robust than the condyle and more elevated. The medial tuberosity of the condyle is strong. The metacarpals are divided metrically in two groups, representing males and females. In several metatarsals, the MtIII is more developed antero-posteriorly than the MtIV. The length of the anterior foot (humerus-third phalanx) is estimated at about 1 m.

DISCUSSION

The family of Bovidae presents several taxonomical problems, concerning the phylogenetic relationships of the different forms as well as their systematic (Moya-Sola 1987). This fact becomes extremely intense in regard to the early Pleistocene representatives of Bovini. Flerov (1972) (*fide* Flerov 1976) divides the genus *Bison* in two subgenera: *Bison* (*Eobison*) for the primitive forms and *Bison* (*Bison*) for the advanced forms of the genus. Masini (1989) describes the new species *Eobison degiulii* from the early Pleistocene locality of Pietrafitta (Italy), considering *Eobison* as a distinct genus. Nevertheless, the affinities of *E. degiulii* to the typical species of this genus (or subgenus), *E. palaeosinensis* are not so clear (Brugal pers. comm.). The absence of skull and/or horn-cores from the studied material does not allow an investigation of the systematic position of the APL large bovid. However, the numerous dental and postcranial remains are suitable for detailed comparison with the most common Plio-Pleistocene genera, such as *Leptobos*, *Bison* (*Eobison*), *Bison* (*Bison*) and *Bos*.
The degree of hypsodonty, the important presence of cement, the connection of the ectostylid with the anterior lobe of the lower molars, the absence of internal basal pillars on the lower molars, the absence of anterior constriction on the lobes of the molars, the strong and distally projected metastylid of m3, the strong entostylid

TABLE 4. — *Bison (Eobison)* n.sp., APL, Macedonia, Greece. Dental measurements: **Lo**, occlusal length; **Ia**, breadth of anterior lobe; **Ip**, breadth of posterior lobe; **It**, breadth of talonid; **I**, maximal breadth.

	n	mean	min	max	s	v
Maxilla						
LPM	2	136.00	135.0	137.0	–	–
LP	2	57.50	57.0	58.0	–	–
LM	8	81.86	75.0	94.4	5.68	6.9
P2 Lo	2	19.35	19.2	19.5	–	–
P2 I	2	13.80	13.0	14.6	–	–
P3 Lo	8	19.68	18.3	22.3	1.29	6.5
P3 I	8	17.73	15.3	19.3	1.29	7.3
P4 Lo	6	17.65	16.2	18.2	1.14	6.4
P4 I	7	21.13	20.5	22.0	0.61	2.9
M1 Lo	14	31.92	26.8	34.2	2.07	6.5
M1 Ia	20	21.75	17.8	26.8	3.53	16.2
M1 Ip	17	23.06	16.1	28.0	4.01	17.4
M2 Lo	7	32.40	29.3	34.3	1.56	4.8
M2 Ia	14	24.69	17.7	28.4	4.09	15.6
M2 Ip	12	24.85	17.8	29.2	3.81	15.3
M3 Lo	11	31.70	29.3	35.9	1.79	5.6
M3 Ia	12	25.57	21.5	27.7	1.62	6.4
M3 Ip	12	23.62	18.5	27.3	2.19	9.2
Mandible						
LPM	1	143.00	–	–	–	–
LP	2	53.60	51.0	56.2	–	–
LM	2	90.75	90.5	91.0	–	–
p2 Lo	–	–	–	–	–	–
p2 I	2	8.75	8.4	9.1	–	–
p3 Lo	4	19.07	18.0	20.9	1.26	6.6
p3 I	4	11.20	10.7	11.6	0.40	3.5
p4 Lo	4	22.00	20.4	22.0	1.30	5.9
p4 I	5	13.36	12.5	15.2	1.10	8.3
m1 Lo	10	30.33	24.0	32.6	3.16	10.4
m1 Ia	8	14.50	13.2	15.9	1.04	7.2
m1 Ip	8	14.80	13.0	17.0	1.50	10.2
m2 Lo	3	30.50	27.2	35.5	4.36	14.3
m2 Ia	4	16.73	14.9	18.0	1.53	9.2
m2 Ip	4	16.93	14.9	18.6	1.90	11.2
m3 Lo	3	39.10	38.8	39.7	0.51	1.3
m3 Ia	3	16.70	15.0	17.7	1.53	9.1
m3 Ip	3	16.40	15.1	18.1	1.53	9.3
m3 It	3	9.86	8.0	12.6	2.42	24.5

of m3, the lateral projection of the external articular surface of the metacarpals, the great transverse diameter of the distal epiphysis of the metapodials and the outline of the proximal epiphysis of the metapodials (Fig. 8) are characteristics, and differentiate the APL bovid from *Leptobos*; they approch him to the primitive forms of *Bison* (Teilhard & Piveteau 1930; Moya-Sola 1987; Masini 1989; Brugal 1994).

Sala (1987) and Brugal (1994) give an important number of distinctive characters, which separate the genera *Bos* and *Bison*. The comparison of the APL dental and postcranial remains with both genera indicates that the morphological features of the studied form are closer to the genus *Bison*. Thus, the basal swelling and the angular rear cavities of the upper molars, the presence of a central islet, the accute angle between the second and the third lobe of m3, the flat internal wall of the third lobe of m3, the low posterior relief of the proximal epiphysis of the radius, the lower situation of the lateral tuberosity of the radius,

TABLE 5. — Comparison of the toothrow's dimensions of several early Pleistocene Bovini.

	APL	***E. degiulii*** Masini 1989	***Eobison*** **sp.** (V. Micena) Masini 1989	***E. palaeosinensis*** Teilhard & Piveteau 1930
	n = 1-2	n = 2	n = 1	n = 1
Lp2–m3 (1)	143	123.2-128.0	157.0	148
Lp2–p4 (2)	51.0-56.2	46.5-49.0	57.5	58.5
Lm1–m3 (3)	90.5-91.0	73.5-78.0	96.4	88.5
(2)/(3) × 100	56.3	59.6-66.6	59.6	66.1
(2)/(1) × 100	35.6	36.3-39.7	36.6	395
(3)/(1) × 100	63.2	59.6-60.9	61.4	59.8
	n = 2	n = 4		n = 3
L P2–M3 (4)	135.0-137.0	–		131-134
L P2–P4 (5)	57.0-58.0	–		54.0-60.0
L M1–M3 (6)	75.0-94.4	67.0-76.1		77.0-84.0
(5)/(6) × 100	73.3	–		61.1-72.2
(5)/(4) × 100	42.3	–		40.8-41.9
(6)/(4) × 100	57.8	–		58.0-59.1

	Eobison **sp.** (Soleilhac) Masini 1989	***L. etruscus*** Masini 1989	***L. etruscus*** Duvernois 1990	***Bison priscus*** Tsoukala 1989
	n = 1	n = 12	n > 30, mean	n = 1
Lp2–m3 (1)	148	132.5-146.0	139.8	158.6
Lp2–p4 (2)	56.0	44.0-53.0	50.9	57.1
Lm1–m3 (3)	92.0	80.2-88.6	88.5	101.8
(2)/(3) × 100	60.8	53.5-65.3	57.5	56.0
(2)/(1) × 100	37.8	33.0-39.7	36.4	36.0
(3)/(1) × 100	62.1	56.2-63.4	63.3	64.2
		n = 4	n > 10, mean	
L P2–M3 (4)		110-128	132.9	
L P2–P4 (5)		50.5	52.1	
L M1–M3 (6)		76.0-78.3	79.0	
(5)/(6) × 100		66.4	65.9	
(5)/(4) × 100		39.4	39.2	
(6)/(4) × 100		59.3	59.4	

the strong anterior crests of the distal part of the radius diaphysis, the strongly concave proximal articular surface of the scaphoid, the posteriorly projected crest which divides the two proximal facets of the metacarpals, the concave postero-medial surface of the metacarpal proximal epiphysis, the dissimetrical sustentaculum tali of the calcaneum, the shallow groove of the distal trochlea of astragalus and the oblique arrangement of the lateral borders of the metapodials are morphological features which indicate great similarity between *Bison* and the APL bovid.

The dimensions of the toothrow (Tables 4, 5) show that the studied form is larger than *Eobison degiulii* and *Leptobos etruscus* (Table 5) and closer to *E. palaeosinensis*. The lower premolar row is 51-56.2 mm in APL, similar to that of *Eobison* s.l. and slightly larger than that of *Leptobos* (Table 5).

The comparison of the metapodials provides more information (Fig. 5). The index "DTdistal × 100/L" of the metapodials shows that the APL bovid is situated between the samples of *Leptobos etruscus* and *Bison priscus*. The index seems to increase more or less gradually from the Villafranchian *Leptobos* to the late Pleistocene

TABLE 6. — *Bison (Eobison)* n.sp., APL, Macedonia, Greece. Limb-bones measurements: **1**, length (max); **2**, DT proximal; **3**, DAP proximal; **4**, DT diaphysis; **5**, DAP diaphysis; **6**, DT distal (articular); **7**, DAP distal (articular); **8** (humerus), height (min) troclaea.

	n	mean	min	max	s	v
Humerus						
1	1	382.00	–	–	–	–
2	1	126.00	–	–	–	–
3	1	127.00	–	–	–	–
4	3	54.00	45.8	63.5	–	–
5	1	63.5	–	–	–	–
6	3	104.23	91.3	118.0	–	–
7	3	95.30	90.5	100.6	–	–
8	2	47.35	45.2	49.5	–	–
Radius						
1	1	> 300	–	–	–	–
2	2	84.30	80.6	88.0	–	–
3	2	47.80	44.8	50.8	–	–
4	2	48.00	47.7	48.3	–	–
5	2	30.75	30.5	31.0	–	–
6	1	79.70	–	–	–	–
7	1	47.00	–	–	–	–
McIII+IV						
1	7	237.60	226.0	245.6	7.06	2.9
2	11	68.05	57.7	77.5	5.85	8.6
3	10	39.65	33.9	44.5	2.95	7.4
4	10	40.40	31.7	49.1	5.61	13.9
5	10	29.14	23.4	34.1	3.16	10.8
6	8	72.44	66.5	88.5	7.19	9.9
7	9	39.66	34.4	48.2	4.10	10.3
Tibia						
1	–	–	–	–	–	–
2	–	–	–	–	–	–
3	–	–	–	–	–	–
4	4	47.22	43.6	52.9	4.50	9.5
5	4	36.31	34.6	38.3	1.74	4.8
6	12	75.74	61.0	92.4	7.98	10.5
7	13	56.76	51.0	67.0	4.51	7.9
MtIII+IV						
1	10	274.18	261.2	287.0	8.34	3.0
2	15	54.68	51.4	63.2	3.13	5.7
3	15	54.08	51.8	59.8	2.15	4.0
4	11	33.83	30.6	37.8	2.45	7.2
5	11	35.47	32.8	40.7	2.25	6.3
6	11	65.07	62.0	71.4	2.46	3.8
7	12	39.09	37.0	41.1	1.51	3.8

Bison. The estimated values for the APL bovid are similar to those of "*Leptobos*" *vallisarni*, *Eobison degiulii*, *Eobison* sp. from Venta Micena (= *Bubalus* sp. according to the revision of Martinez 1992), as well as to the minimum values of *Bison schoetensacki* (Fig. 5). In the diagram "DAP/DT" of the proximal epiphysis of the metacarpals (Fig. 6), the APL sample is placed along the same axis as the Venta Micena bovid and it is divided in two dimensional groups, which correspond to male and female individuals. The dimensions of the astragalus lead to the same conclusion (Fig. 7).

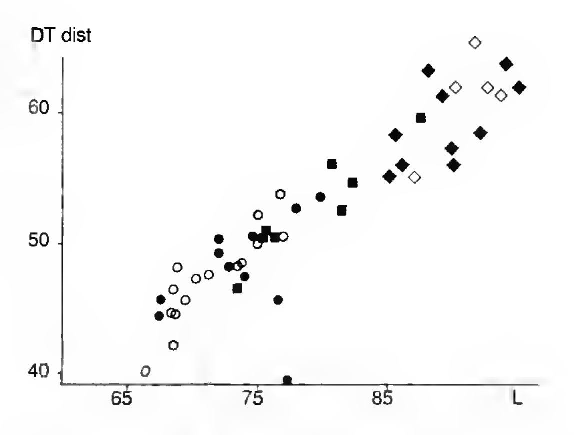


FIG. 7. — *Bison* (*Eobison*) n.sp., APL, Macedonia, Greece. Scatter diagram comparing the proportions of the astragalus of several early Pleistocene Bovini: ■, *Bison* (*Eobison*) n.sp. APL; ○ ? *Eobison* sp., Venta Micena; ●, *Eobison degiulii*; ◆, *Bison schoetensacki*, Mauer; ◇, *Bison schoetensacki*, Isernia la Pineta (data from Sala 1987; Moya-Sola 1987; Masini 1989).

According to the above mentioned data, it is obvious that the APL large bovid can be placed among the primitive forms of *Bison*, which are generally referred to as *Eobison* or better as *Bison* (*Eobison*) Flerov, 1972. The APL *Eobison* is situated between *Eobison degiulii* and *Bison schoetensacki*. Brugal (1994) notes that the material from Pirro Nord, Sainzelles, Casa Frata and Apollonia indicates the presence of a large sized bovid, indermediare between *Leptobos* and *Bison schoetensacki* in Mediterranean Europe. This idea becomes more clear after the previous comparison. Although the skull is absent, the APL sample is one of the most well known, as well as one of the most important, in number of specimens as in individuals (> 10); for these reasons it could be considered as a distinct species. Nevertheless, the systematic problems of the primitive bisons cannot permit a precise determination and thus the APL form is referred at the moment to *Bison* (*Eobison*) n.sp.



FIG. 8. — *Bison* (*Eobison*) n.sp., Apollonia (APL), Macedonia, Greece. **A**, APL-478, right mandible, occlusal view; **B**, APL-34, right maxilla, occlusal view; **C**, APL-373, left acropode, anterior view; **D**, APL-26, metacarpal, anterior view; **E**, APL-66, metatarsal, anterior view. Scale bars: A. 5 cm; B-E. 10 cm; A complete serie of pictures is given by Kostopoulos (1996).

Genus *Soergelia* Schaub, 1951
Soergelia brigittae n.sp.
(Fig. 9, Tables 7-10)

TYPE SPECIMEN. — Part of mandibular ramus with P_2-M_3, APL-383.

MATERIAL. — Part of horn-core, APL-310; M2-M3 *in situ*, APL-245P.

Part of mandibular ramus with p3-m3, APL-25, 244. McIII+IV, APL-246; MtIII+IV, APL-58, 356.

TYPE LOCALITY. — "Apollonia-1" (APL), Macedonia, Greece.

AGE. — Latest Villafranchian, Early Pleistocene.

DERIVATIO NOMINIS. — To the honour of my mother, Brigitte.

DIAGNOSIS. — Size similar to that of *S. elisabethae* and larger than *S. minor*. Dimensions of horn-cores and metapodials between those of the previous species. More elongated toothrow than *S. elisabethae*. p3 with anteriorly extended paraconid-parastylid. p4 with open third valley and closed trigonid. Third lobe of m3 semicircular shaped. Angular palmar tuberosity of MtIII+IV.

Description

The horn-core morphology is known only by a single specimen (Fig. 9G), consisting of a small part of the frontal bone and the base of the horn-core. The horn-core seems to be inserted laterally on the frontals. Directed anteriorly and laterally, the horn-core is slightly torsioned in its preserved proximal part. Its surface is well grooved. The preserved part of the frontal has several sinuses. The horn-core's dimensions at the base are: maximum diameter = 54 mm, minimum diameter (perpendicular to the previous one) = 47.5 mm.

The protocone of M3 is well developed, relatively wide and angular lingually. As it, the hypocone is equally, but not angular. The metastyle is strong, directed distally. The mesostyle is strong and fine. The paracone and the metacone are slightly convex.

The length p2-m3 is 156.8 mm (APL-383) with short premolar row comparatively to the molars (index "Lp2-p4 × 100/Lm1-m3" = 52.7). p2 has a clear parastylid. The metaconid is directed distally, while the entoconid and the entostylid are well developed. The paraconid is missing and the first and the second valleys are confused. The third and the fourth valleys are elongated and narrow. The presence of a rudimentary hypoconid is clear. p3 is slightly molarized with rudimentary, angular hypoconid and slightly convex protoconid (Fig. 10). The parastylid and the paraconid are distinguished in the upper part of the crown. However, they are connected below the middle of the crown's height, forming an elongated sub-squarish stylid, which is vertical to the anteroposterior axis of the tooth. The first valley is very shallow forming a vertical groove between the paraconid and the parastylid. The metaconid is elongated, elliptical and parallel to the anteroposterior axis of the tooth. It is connected with the entoconid from the first stage of wear. The second valley is V-shaped and closes above the base of the crown. The entoconid and the entostylid are elongated and vertical to the

Table 7. — *Soergelia brigittae*, APL, Macedonia, Greece. Dental measurements: **Lo**, occlusal length; **la**, breadth of anterior lobe; **lp**, breadth of posterior lobe; **lt**, breadth of talonid; **l**, maximal breadth.

	n	mean	min	max	s	v
Mandible						
LPM	3	149.93	143.0	156.8	6.90	4.6
LP	3	52.40	50.3	54.0	1.94	3.7
LM	3	57.36	92.6	102.5	4.96	5.1
p2 Lo	1	13.10	–	–	–	–
p2 La	1	11.40	–	–	–	–
p2 l	1	9.20	–	–	–	–
p3 Lo	3	15.53	14.6	17.1	1.36	8.8
p3 La	3	15.20	14.2	16.8	1.41	9.2
p3 l	3	11.25	11.0	11.4	0.18	1.6
p4 Lo	3	22.03	22.0	22.1	0.06	0.2
p4 La	3	21.75	20.9	23.0	1.11	5.1
p4 l	3	12.35	12.3	12.5	0.13	1.0
m1 Lo	3	23.73	21.9	27.3	3.09	13.0
m1 La	3	21.88	20.2	25.1	2.78	12.7
m1 la	3	14.60	14.2	15.0	0.40	2.7
m1 lp	3	15.36	14.6	16.2	0.77	5.0
m2 Lo	3	28.60	27.2	31.1	2.17	7.6
m2 La	3	28.40	27.6	30.0	1.38	4.8
m2 la	3	16.40	16.1	16.8	0.32	1.2
m2 lp	3	16.05	15.6	16.3	0.39	2.4
m3 Lo	3	37.40	34.1	39.2	2.85	7.6
m3 La	3	40.46	40.0	41.0	0.50	1.2
m3 la	3	14.83	13.0	16.2	1.65	11.1
m3 lp	3	14.71	13.0	16.0	1.55	10.5
m3 lt	3	8.63	8.0	9.4	0.71	8.2

anteroposterior axis of the tooth, connected to each other from the first stage of wear. The third and fourth valleys are closed. Finally, p3 has an open trigonid and a closed talonid. p4 is strongly molarized (Fig. 10) with closed trigonid and talonid. The parastylid is strong, while the entostylid is weak. The third valley is deep and oblique. The metaconid is well curved lingually. The protoconid and the hypoconid are well developed and they are distinguished by a relatively deep vertical furrow. The lower molars are moderately elongated. The protoconid and the hypoconid are equally developed and more angular in m1 than in m3. The parastylid is lingually projected and increases from m1 to m3. The metaconid and the entoconid are slightly curved lingually and they are separated by a wide central furrow. The entostylid is weak in m1, 2, stronger in m3. There are no traces of metastylid in m1, 2, while in m3 the metastylid is weak but observable. The third lobe of m3 is semicircular with a disto-lingual rudimentary stylid. The molars have a very weak goat fold in their anterior wall. The ectostylid is absent. In occlusal view the unworn m3 has a weak "protoconal fold" and a moderate "hypoconal fold".

The metacarpals are short and relatively robust. The robusticity index (DTdiaphysis × 100/L) is 17.9. The distal epiphysis of the metacarpal is well developed. The groove of coossification is very weak and the intertrochlear incision is wide. The posterior face of the diaphysis is flat. The

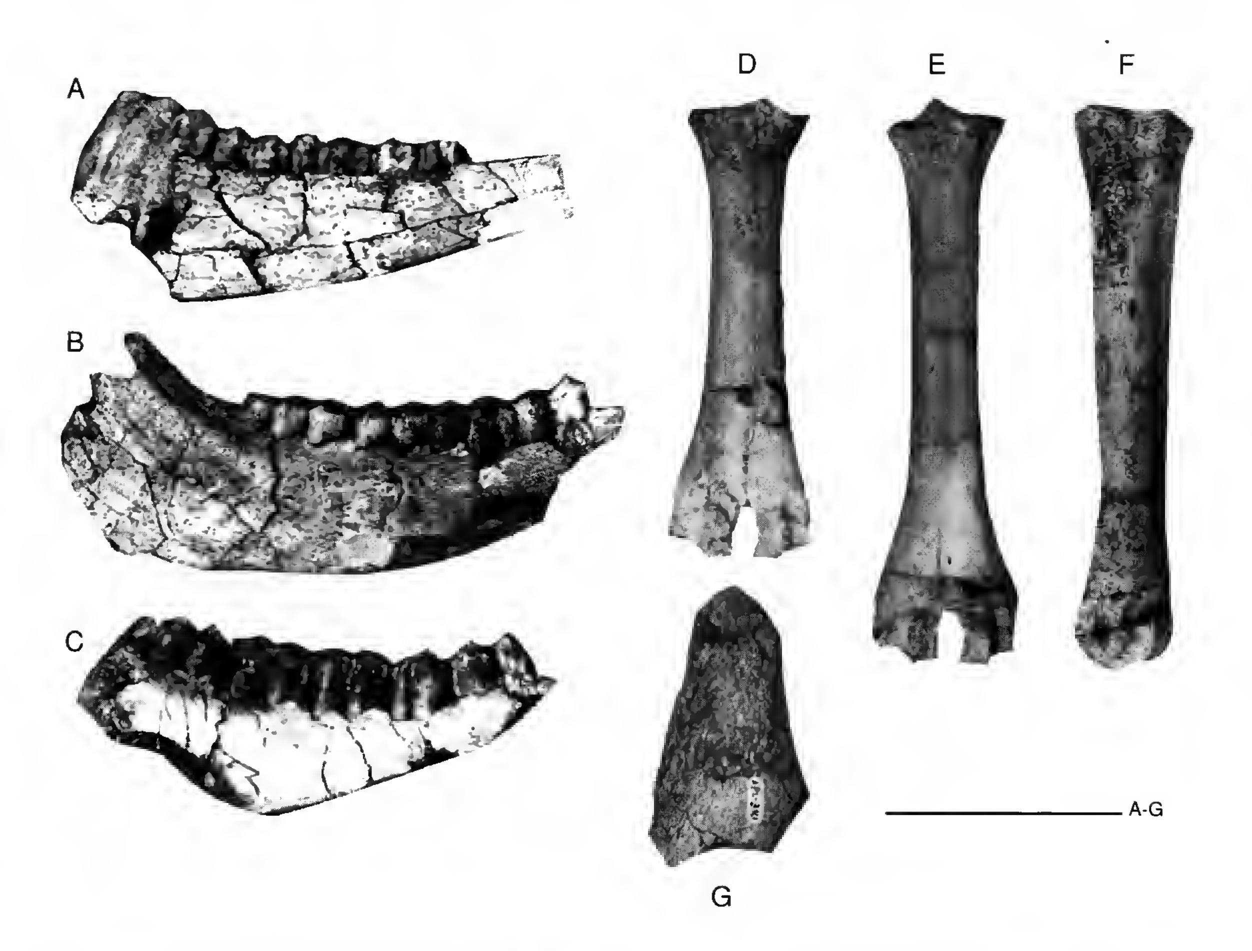


FIG. 9. — *Soergelia brigittae* n.sp., Apollonia (APL), Macedonia, Greece. **A**, APL-244, left mandible, lingual view; **B**, APL-25, right mandible, labial view; **C**, APL-383, right mandible, labial view; **D**, APL-246, metacarpal, anterior view; **E**, APL-58, metatarsal, anterior view; **F**, APL-356, metatarsal, lateral view; **G**, APL-310, part of horn-core, lateral view. Scale bar: 10 cm.

DTproximal is smaller than the DTdistal. The metatarsals are robust and short, but more elongated than the metacarpals. Their proximal epiphysis is almost rounded. The articular facet for the cubonavicular is situated higher than that for the magnum. The palmar tuberosity is angular and well developed. The groove of coossification is observable but shallow and wide. The posterior face of the diaphysis is flat along the bone. In the posterolateral face of the proximal epiphysis there is a clear tuberosity, corresponding to the fifth metatarsal. In the proximal part of the diaphysis, the MtIII is more developed anteroposteriorly than the MtIV. The keels of the distal epiphysis are strong.

DISCUSSION

The hypsodonty, the elongated lower premolars, the elongated-stylomorph lower molars, the absence of ectostylid, the strongly molarized P4, the distally projected metaconid of p3, the relatively small p2 and the robust metapodials are features regarded as typical for Ovibovini (Moya-Sola 1987).

Moreover, the following morphological characters of the McIII+IV and MtIII+IV are also features regarded as typical for Ovibovini (De Giuli & Masini 1983):

– the subparallel medial and lateral borders of the diaphysis in the upper third of the bone;
– the larger distal epiphysis comparatively to the proximal one;
– the weak groove of coossification, observable in the lower and upper third of the bone and almost absent in the central part;
– the slightly convex anterior face of the diaphysis comparatively to the flat posterior one;
– the elliptical, narrow and closed sinovial fossa;
– the slightly concave articular facet of the McIII+IV;
– the wide intertrochlear incision, especially in the posterior surface;
– the well developed medial and lateral tuberosities.

The most common Plio-Pleistocene representatives of medium sized Ovibovini are: *Soergelia*, *Megalovis*, *Pliotragus* (= *Hesperoceras* = *Hesperidorcas* = *Deperetia*), *Praeovibos* and *Ovibos* (De Giuli & Masini 1983; Moya-Sola 1987; Duvernois & Guérin 1989). The systematic position and the relationships of some of these genera are still discussed; several authors place them in Caprini (*e.g.* Schaub 1951). The genus *Soergelia* is described for the first time from Süssenborn by Schaub (1951). Later it is recorded from the middle Pleistocene of Romania (Radulesco & Samson 1965), Germany (Kahlke 1969), Bulgaria (Spassov pers. comm.) and former Soviet Union (Sher 1986). Gentry (1970) considers *Soergelia* as an Ovibovini, supposing a close relationship between *Hesperidoceras*, *Deperetia*, *Megalovis* and *Soergelia*. De Giuli & Masini (1983) divide the Ovibovini in three distinct groups: the "group of *Ovibos*", the "group of *Praeovibos*" and the "group of *Megalovis*". These authors place also in the latter group *Hesperidorcas* and *Soergelia*. Duvernois & Guérin (1989) synonymize *Deperetia*, *Hesperoceras* and *Hesperidoceras* with *Pliotragus*.

Two species of *Soergelia* are known: *Soergelia elisabethae* from the early-middle Pleistocene of Central-Western Europe (Kahlke 1969) and *Soergelia minor* from the early Pleistocene of Spain (Moya-Sola 1987).

The horn-core APL-310 is very badly preserved for adequate comparison. Its insertion on the cranial roof as well as its morphology fit well with those referred to *Soergelia*: horn cores inserted laterally, robust at their base and slightly torsioned (Schaub 1969; Moya-Sola 1987). The maximum diameter of the horn-core's base is 73-77 mm in *S. elisabethae*, 43-47.5 mm in *S. minor* and 54 mm in the APL specimen, indicating an intermediate position (measurements from Kahlke 1969; Moya-Sola 1987). The index "minimum diameter × 100/maximal diameter at the base" is 88 for APL-310, *vs* 73-80.5 for *Soergelia minor*, 86 for *Pliotragus ardeus* and 62.5 for *Praeovibos priscus* (measurements from Kahlke 1964; Moya-Sola 1987; Duvernois & Guérin 1989). These values indicate that the horn-core is less compressed laterally in *Soergelia*, *Pliotragus* and APL-310 than in *Praeovibos*.

p3 of the Apollonia bovid has an elliptical metaconid, which runs parallel to the anteroposterior axis of the tooth and is connected with the complex entoconid + entostylid. The p3 of *Soergelia*

TABLE 8. — Comparison of the lower toothrow's dimensions of several early Pleistocene Ovibovini (data from Kahlke 1969; Cregut & Guérin 1979; Duvernois & Guérin 1989). *, personal measurements on casts; **, partly from photographies.

	S. brigittae APL	*S. elisabethae**	*S. minor**	*Pliotragus***	*Praeovibos* Caune d'Arago
Lp2–m3 (1)	143.0-156.8	138.8	116.0	(117.4)	144
Lp2–p4 (2)	50.3-54.0	46.5	43.0	(39.9)	–
Lm1–m3 (3)	92.6-102.5	87.8	74.5	77.5	–
(2)/(3) × 100	53.65	53.0	57.7	(51.5)	–
(2)/(1) × 100	34.90	33.5	37.0	(34)	–

minor has a similar morphology (Fig. 10) but the parastylid and the paraconid are more vertical to the anteroposterior axis, while the hypoconid is less developed than in Apollonia. p3 of *Pliotragus* has a more squarish and less distally projected metaconid, a less developed hypoconid and more vertical situated paraconid and parastylid (Fig. 10). The p3 of *Praeovibos priscus* has a metaconid vertical to the anteroposterior axis of the tooth, while the second and third valleys are open, indicating a more primitive morphology than that of Apollonia.

p4 of the APL bovid is moderately elongated with clear parastylid, lingually convex metaconid, well developed hypoconid and deep third valley, situated obliquely in relation to the anteroposterior axis of the tooth. The p4 of *S. elisabethae* is shorter with less developed hypoconid and continuous internal wall (closed third valley, flat metaconid) (Fig. 10). p4 of *Soergelia minor* is similar to that from Apollonia but the third valley is closed. Thus, the p4 of the APL bovid seems to be more primitive than those of *S. minor* and *S. elisabethae*. *Pliotragus ardeus* has a more similar morphology to that of the studied bovid (Fig. 10). The p4 of *Praeovibos priscus* has a shallow third valley and a rudimentary hypoconid, characters which differ from those of the APL bovid.

In the APL bovid, the talonid of m3 is semicircular with flat internal wall and a disto-lingual stylid. This morphology fits well with that of *Soergelia*, but in *Soergelia minor* the talonid is more rounded and the stylid shorter. The talonid's internal wall of *Pliotragus ardeus* is not flat but clearly convex. In *Praeovibos priscus* from Caune d'Arago the talonid of m3 is quadrangular, because of the presence of two distal stylids (Cregut & Guérin 1979; Duvernois & Guérin 1989). The dimensions of the Apollonia m3 are closer to those of *Soergelia elisabethae*. The m3 of *S. minor* and *Pliotragus ardeus* is smaller, while

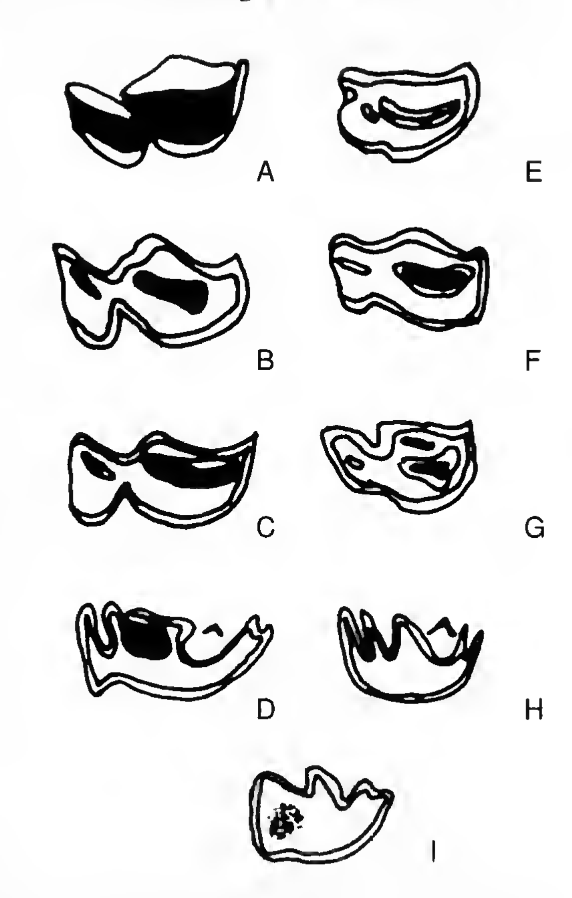


FIG. 10. — Comparison of the p3 and p4's morphology of several Ovibovini: **A-C**, p4, *Soergelia brigittae*, Apollonia, Macedonia, Greece; **D**, p3, *idem*; **E**, p4, *Soergelia elisabethae*; **F**, p4, *Praeovibos priscus*; **G**, p4, *Pliotragus ardeus*; **H**, p3, *Soergelia minor*; **I**, p3, *Pliotragus ardeus*. Not to scale.

TABLE 9. — Comparison of the metacarpal's dimensions of several Pleistocene Ovibovini: **1**, length (max); **2**, DT proximal; **3**, DAP proximal; **4**, DT diaphysis; **5**, DAP diaphysis; **6**, DT distal (articular); **7**, DAP distal (articular); (data from Radulesco & Samson 1962; Kahlke 1969; De Giuli & Masini 1983; Moya-Sola 1987; Duvernois & Guérin 1989).

McIII+IV	**APL-246**	***S. elisabethae*** Süssenborn n = 1	**S. Minor** V. Micena mean	***Pliotragus*** Duvernois & Guérin 1989 n = 1
1	174.3	180.6	168.4	190
2	46	49.8	43.6	47
3	30.6	32.1	28.4	–
4	31.2	29.3	26.7	32
5	20.7	21.6	19.2	–
6	55.9	56.6	49.0	49
7	29.3	29.3	25.8	–
(2) × 100/(1)	26.4	27.6	25.9	24.7
(4) × 100/(1)	17.9	16.2	15.8	16.8
(6) × 100/(1)	32.0	31.3	29.1	25.8
(4) × 100/(6)	55.9	51.8	54.4	65.3

McIII+IV	***Megalovis*** De Giuli & Masini 1983 n = 6	***Praeovibos*** De Giuli & Masini 1983 n = 4	***Ovibos moschatus*** n = 1	**cf. *Praeovibos*** Casa Frata n = 1
1	190.5 (192-204)	184.1 (172-194.5)	188	188
2	55.5 (51-58.7)	53.5 (49-58.5)	61.9	61.7
3	38.0 (36.8-39.2)	35.3 (33-38.5)	36.7	36.4
4	35.5	39.4 (35.3-46)	44.0	42.9
5	24.6 (24.3-24.8)	23.4 (22.8-23.8)	22.3	27.2
6	59.5 (54-64)	65.5 (62-67.4)	69.9	66.0
7	33.4 (32.5-34.4)	35.1 (33-37)	35.2	37.0
(2) × 100/(1)	28.2 (26.5-29.4)	29.6 (26.4-31.7)	32.6	32.8
(4) × 100/(1)	18.1 (17.1-19.2)	21.3 (20.2-23.6)	23.3	22.8
(6) × 100/(1)	30.3 (28.1-33.3)	36.1 (35.3-36.5)	37.0	35.5
(4) × 100/(6)	59.9 (55.8-64.5)	57.1 (55.5-59)	62.9	65.0

that of *Praeovibos priscus* is clearly larger than that from Apollonia (Fig. 11).

The index "Lp2-p4 × 100/Lm1-m3" is 53.7 in APL, similar to that of *S. elisabethae* and relatively smaller than that of *S. minor*. Nevertheless, the absolute dimensions of the Apollonia's lower toothrows are significantly larger than those of *S. elisabethae, S. minor, Pliotragus ardeus* and *Praeovibos* (Table 8).

As regards to the premolars, the studied bovid differs from *Praeovibos* because, in the latter genus, the index (breadth/length) is usually larger than 100, while it is smaller than 100 in *Soergelia, Pliotragus* and in the APL bovid.

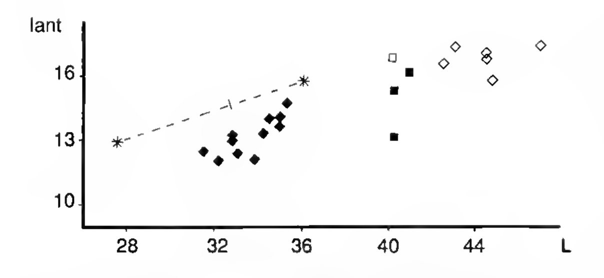


FIG. 11. — *Soergelia brigittae*, APL, Macedonia, Greece. Scatter diagram comparing the m3 dimensions of several Ovibovini (after Moya-Sola 1987, modified; data from Kahlke 1964; Duvernois & Guérin 1989): ■, *Soergelia brigittae*, APL; ♦, *Soergelia minor*, Venta Micena; □, *Soergelia elisabethae*, Süssenborn; ◇, *Praeovibos priscus*; ✳, *Pliotragus ardeus*.

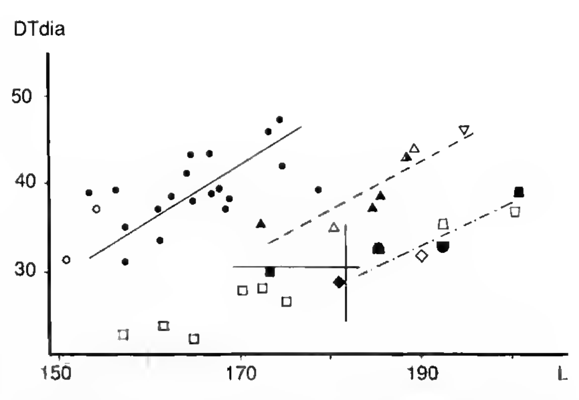


FIG. 12. — *Soergelia brigittae*, APL, Macedonia, Greece. Scatter diagram comparing the proportion of metacarpals of several Ovibovini (after De Giuli & Masini 1983, modified): ■, *Soergelia brigittae*, APL; □, *S. minor*, Venta Micena; ♦, *S. elisabethae*, Süssenborn; ▽ *Megalovis*, Senèze; □, *Megalovis*, Olténie; ●, *Megalovis*, Nihowan; ●, *Megalovis*, Honan; ■, *Megalovis*, Chao Chuang; ◇, *Hesperoceras*, Villaroya; ▽, *Praeovibos*, Bad Frankenhausen; ▲, *Praeovibos*, Kolyma; △, *Ovibos moschatus*, Süssenborn; ●, *Ovibos pallantis*, E. Siberia; ○, *Ovibos moschatus*, Greenland; ▲, cf. *Praeovibos*, Casa Frata.

The metacarpal of the APL bovid is smaller than those of *Megalovis*, *Praeovibos*, *Ovibos moschatus* and cf. *Praeovibos* from Casa Frata, Italy (Table 9). Moreover, the studied metacarpal is shorter and less widened distally than that of *Pliotragus* (Table 9). The absolute dimensions of the APL metacarpal are situated closer to *Soergelia* and between *S. elisabethae* and *S. minor* (Table 9). The proportions of the transverse diameters, comparatively to the length of the bone, show that the metacarpals of *Praeovibos* and *Ovibos* are more robust than those of the APL bovid, *Soergelia*, *Pliotragus* and *Megalovis*. The APL metacarpal is situated in the "*Megalovis* group" of De Giuli & Masini (1983) and close to the representatives of *Soergelia* (Fig. 12).

The morphological features of the studied metatarsal are similar to those referred to *Soergelia elisabethae* (Schaub 1951; Samson & Radulesco 1965). Nevertheless, the APL metatarsal has an angular palmar tuberosity, similar to that of *S. minor* (Moya-Sola 1987). The APL metatarsal is metrically similar to that of *S. elisabethae*, while its proportions are similar to those of *S. elisabethae* and *S. minor* (Table 10).

Taking into account the available data; the studied bovid is determined as *Soergelia*. Although the material is not very abundant, the APL *Soergelia* presents some particularities in body size and teeth morphology, which indicate a more primitive form than *S. elisabethae* and a larger form than *S. minor*. Moreover, the p4's morphology of the APL *Soergelia* presents certain affinities to the earlier form *Pliotragus ardeus*, supporting the idea of a close phylogenetic relationship between the two genera. These considerations allow us to propose a new specific name for the APL *Soergelia*: *S. brigittae* n.sp.

Genus *Praeovibos* Staudinger, 1908
Praeovibos sp.
(Table 11)

MATERIAL. — M3, APL-211.

DESCRIPTION – COMPARISON

There is only a worn M3. The presence of cement is strong. The protocone is well developed, more projected and more angular than the hypocone. The parastyle is strong, directed anteriorly and connected with the paracone at the base of the crown. The paracone is strongly curved labially. The valley between the paracone and the mesostyle is U-shaped and not very deep. The metastyle is strongly developed with squarish occlusal shape. It is distally directed, forming an extension in the disto-labial face of the tooth. The cingulum is present in the lingual side of the

TABLE 10. — Comparison of the metatarsal's dimensions of several early Pleistocene Ovibovini: **1**, length (max); **2**, DT proximal; **3**, DAP proximal; **4**, DT diaphysis; **5**, DAP diaphysis; **6**, DT distal (articular); **7**, DAP distal (articular); (data from Radulesco & Samson 1962; Kahlke 1969; Moya-Sola 1987).

MtIII+IV	**APL-58**	**APL-356**	***S. Minor*** V. Micena	***Praeovibos*** V. Micena
1	214.1	215.3	185.3	185.5
2	44.5	44.5	34.8	41.0
3	42.4	44.5	34.7	37.7
4	28.8	29.3	23.4	30.0
5	26.5	27.4	24.2	24.7
6	58.0	58.4	45.1	51.0
7	32.2	33.7	25.8	28.3
(2) × 100/(1)	20.7	20.6	18.8	22.1
(4) × 100/(1)	13.5	13.6	12.8	16.2
(6) × 100/(1)	27.1	27.1	24.4	27.5
(4) × 100/(6)	49.6	50.1	51.8	58.8

MtIII+IV	***S. elisabethae*** D373 Süssenborn	***S. elisabethae*** 1965/2569 Süssenborn	***S. elisabethae*** Roumania
1	217.5	(210)	–
2	43.7	39.8	39.6
3	–	–	42.2
4	27.0	27.0	25.7
5	–	–	25.5
6	56.1	–	–
7	–	–	–
(2) × 100/(1)	20.1	(19)	–
(4) × 100/(1)	12.4	(12.8)	–
(6) × 100/(1)	25.8	–	–
(4) × 100/(6)	48.1	–	–

anterior lobe. In occlusal view, there is a well developed central islet, connected with the posterior rear cavity.

The general morphological features of the studied M3 are typical for Ovibovini or Caprini. The presence of cement, the strong central islet and the structure of the metastyle are different from the teeth of *Soergelia* and similar to those of *Praeovibos* and *Ovibos*. The morphological (Fig. 13) and metrical (Table 11) comparisons indicate that the characters of the studied specimen approach better those of *Praeovibos*. For that reason it is referred as *Praeovibos* sp.

Genus *Pontoceros* Veresgagin *et al.*, 1971
Pontoceros ambiguus Veresgagin *et al.*, 1971
Pontoceros ambiguus mediterraneus n.ssp
(Fig. 14, Tables 12-14)

Antilopinae gen. and sp. indet. A, Steensma 1988: 260-263.

TYPE SPECIMEN. — Frontlet, APL-39.

MATERIAL. — Left and right horn-cores, APL-190a, b; part of horn-core, APL-222, 305; part of maxilla with P2-M3 dext and P3-M3 sin, APL-322; P4, APL-515; M2, APL-126; M3, APL-71.

TABLE 11. — Comparison of the M3 dimensions of several Pleistocene Ovibovini (data from Schaub 1937; Kahlke 1963, 1964, 1969).

M3	APL–211	*Praeovibos* Frankenhausen n = 1	*Ovibos* Suessenborn n = 3	*Soergelia elisabethae* n = 1	*Megalovis* n = 1
L occlusal	38.35	–	–	–	–
L alveolar	41.15	46.80	32.3–33.1	31.2	31.0
l anterior	25.15	26.40	22.4–24.5	23.2	–
l posterior	22.55	20.80	20.9–22.9	–	–
la × 100/La	61.12	56.40	69.3–74.0	74.6	–

Part of mandibular ramus with p3-m3, APL-35.

Distal part of humerus, APL-102, 150; radius, APL-403; carpals, APL-540; McIII+IV, APL-99, 100, 188; proximal part of McIII+IV, APL-335; distal part of tibia, APL-289, 290; proximal part of MtIII+IV, APL-106; first phalanx, APL-109, 110, 111, 112, 113; second phalanx, APL-114, 115, 320, 321, 490; third phalanx, APL-116, 117.

TYPE LOCALITY. — Apollonia-1, APL, Macedonia, Greece.

OTHER LOCALITY. — Libakos (Grevena basin, Greece).

AGE. — Early Pleistocene (MNQ20).

DERIVATIO NOMINIS. — From the Latin "*mediterraneus*", indicating the living area of the animal.

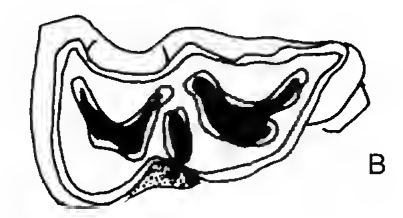
DIAGNOSIS. — Horn-cores more massive than those of the type-subspecies, less torsioned and more strongly divergent from the base to the top. Their cross section is more elliptical-rounded than that of the typical form. The contact between the horn-core and the pedicel is not observable. The keels are less sharp than those of the typical form. Presence of a main anterolateral foramen and of two secondary ones. Elongated toothrow with short-moderate premolar row. P2, 3 and p4 strongly molarized. p3 with independent metaconid. Presence of goat fold on the lower molars. Limb bones elongated and slender.

DESCRIPTION

The anterior part of the frontals is strong with numerous small sinuses. The frontal bones are slightly convex along the interfrontal suture. The fronto-parietal suture is Y-shaped. The posterior face of the horn-core's base is situated directly in front of the fronto-parietal suture.

The horn-cores are situated above the orbits and on the lateral borders of the frontals. Their separation is 37.5 mm medially and 122 mm lateral-







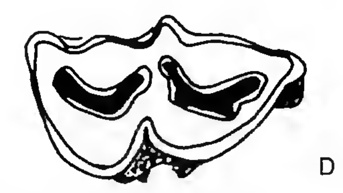


FIG. 13. — *Praeovibos* sp., APL, Macedonia, Greece. Comparison of the M3 morphology of several Pleistocene Ovibovini: **A**, *Praeovibos* sp., APL; **B**, *Praeovibos priscus*; **C**, *Ovibos moschatus sussenbornensis*; **D**, *Ovibos moschatus moschatus*. Not to scale.

ly. The horn-cores are strongly directed and inclined backwards, forming an angle of about 30-40° with the cranial roof. The pedicels are not observable. The horn-cores are elongated enough and inverse spiralled, forming a complete gyre. Their maximum length is estimated at about 230 mm. They present three well developed keels: anterolateral, anteromedial and posteromedial (distal) keel, according to their descending point. The anterolateral keel is the strongest one. At its base, there is a well developed foramen, associated with two rudimentary ones. Along the anterolateral keel there is a well marked furrow, which starts 50 mm above the base and disappears 125 mm from the base of the horn-core. The anteromedial keel is less developed than the previous one in the proximal part of the horn-core, but it becomes stronger in the distal part. The distal keel is weak, and associated with a clear furrow. All the keels are not sharp, except the anterolateral keel, which is sharply projected in the specimen APL-190a. Fine longitudinal grooves run accross the surface of the horn cores. The cross-section of the horn-cores is elliptical-subrounded from the base to the middle of their height (Fig. 15). The index "DT × 100/DAP" is 90.3-94 at the base and 93-105.3 at 7 cm from the base. The internal part of the horn-cores presents a porous central region and a compact district zone. The horn-core dimensions are given in table 12.

The length P2-M3 is 99.7 mm, with short to moderate premolar row (index LP2-P4 × 100/LM1-M3 = 61). The teeth are meso-hypsodont with flat enamel. The breadth of the palate is 53 mm between P4-M1 and 57.5 mm behind M3. The premolars are slightly molarized, especially the P2, 3. M2 seems to predominate between the molars. The metastyle of M3 is directed distally. The posterior lobe of the molars is wider than the anterior one. In occlusal view there is a hypoconal fold.

The width of the mandible is 20 mm between m2-m3, while its height at the same point is 66 mm, indicating a relatively shallow and robust mandibular ramus. The length p3-m3 is 90 mm. p3 has a slightly convex protoconid and a clear but rudimentary hypoconid. The parastylid is separated from the paraconid and directed anteriorly. The paraconid is almost vertical to the anteroposterior axis of the tooth. The metaconid is strong, obliquely situated in comparison to the antero-posterior axis of the tooth. It is independent from the entoconid. The second valley is V-shaped and deep. The entoconid is elliptical and connected with the entostylid. The third valley is U-shaped, while the fourth valley is closed. In p4 the protoconid and the hypoconid are equally developed but the first one is wider. The internal wall of p4 is continuous, with strongly projected parastylid. The entostylid is also observable. The lower molars have no parastylid and metastylid (except m3), while the entostylid is weak. The presence of a goat fold is clear in m2, 3. The talonid of m3 is semi-circular shaped with a disto-lingual rudimentary stylid. The teeth measurements are given in table 13.

The radius, McIII+IV and MtIII+IV, are elongated and slender, indicating a medium-sized, delicate "antelope". The limb-bones measurements are given in table 14.

COMPARISON

The presence of the spiral horned "antilopes" in the early Pleistocene faunas is rather rare. Moreover, the only Pleistocene "antilope" with inverse torsioned horn-cores is the species *Pontoceros ambiguus* known from the Plio-Pleistocene deposits of Azov Sea (Ukraine), as well as from the faunal complex of Tiraspol (Ukraina; Veresgagin & David 1968; Veresgagin *et al.* 1971). These discoveries were initially described as *Capra Suleman kiakhtensis* (Pavlow 1911) or as *Spirocerus kjakhtensis* (Veresgagin & David 1968), but later transfered to the new genus and species *Pontoceros ambiguus* (Veresgagin *et al.* 1971). Nevertheless, and according to my knowledge, till today, only the morphology of its horn-cores is known.

The general morphological features of the APL horn-cores, such as the lateral insertion of the horns in the cranial roof, the angle between the horn-cores and the cranial roof (30-40°), the moderately elongated and inversely torsioned horn-cores, the presence of three keels associated with longitudinal furrows and the triangular to elliptical cross section of the horn-cores are similar to the characters referred to *Pontoceros* (Veresgagin *et al.* 1971).

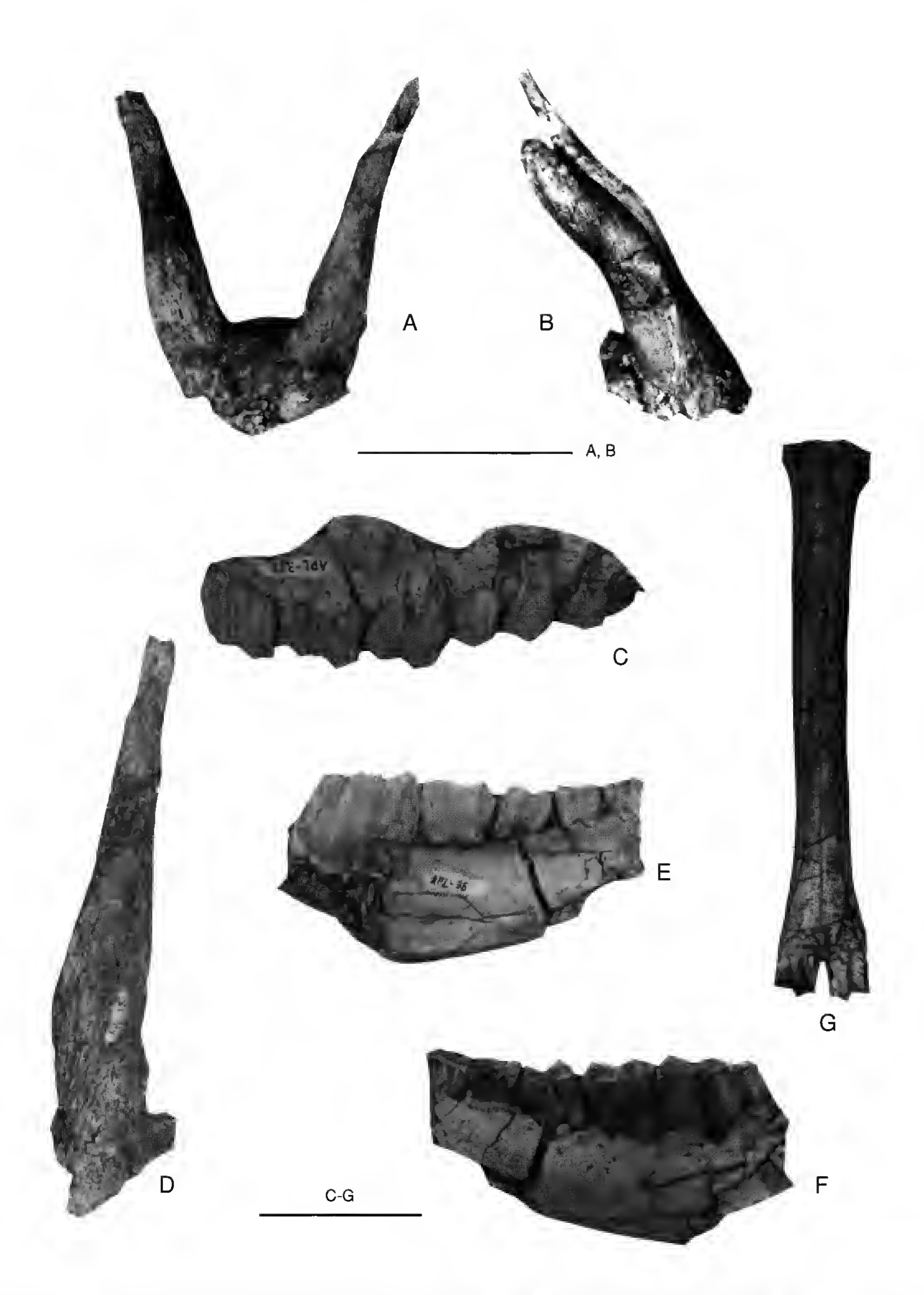


Fig. 14. — *Pontoceros ambiguus mediterraneus* n.ssp., Apollonia (APL), Macedonia, Greece. **A**, APL-39, frontlet, anterior view; **B**, APL-39, frontlet, lateral view; **C**, APL-322, right maxilla, labial view; **D**, APL-190, left horn-core, lateral view; **E**, APL-35, left mandible, lingual view; **F**, APL-35, left mandible, labial view; **G**, APL-188, metacarpal, anterior view. Scale bars: A, B, 10 cm; C-G, 5 cm.

TABLE 12. — *Pontoceros ambiguus mediterraneus*, APL, Macedonia, Greece. Horn-cores measurements and comparison with other forms of the species (data from Veresgagin *et al.* 1970; Steensma 1988).

Horn–cores	L	DAP × DT base	DAP/DT base	DAP base/L
APL-39 s	205+	40.5 × 43.2	94	(20)
APL-39 d	175++	41.3 × 44.6	92.6	–
APL-190 s	190++	–	–	–
APL-190 d	225	–	–	–
APL-305 d	–	38.1 × 42.2	90.3	–
Libakos	–	40.5 × 43.9	93.2	–
Nogaisk	297	46 × 48	95.8	16.1
Margaritovo	300	46 × 53	86.8	17.6
Tiraspol	280	42 × 46	91.3	16.4

TABLE 13. — *Pontoceros ambiguus mediterraneus*, APL, Macedonia, Greece. Dental measurements: **Lo**, occlusal length; **la**, breadth of anterior lobe; **lp**, breadth of posterior lobe; **lt**, breadth of talonid; **l**, maximal breadth.

	n	mean	min	max	s	v
Maxilla						
LPM	1	99.70	–	–	–	–
LP	1	37.00	–	–	–	–
LM	2	89.95	59.6	60.7	–	–
P2 Lo	1	10.60	–	–	–	–
P2 l	1	8.20	–	–	–	–
P3 Lo	2	10.92	10.7	11.2	–	–
P3 l	2	9.75	9.5	10.0	–	–
P4 Lo	2	11.42	10.8	12.1	–	–
P4 l	3	12.55	12.2	13.0	0.43	3.4
M1 Lo	2	18.45	18.1	18.8	–	–
M1 la	2	15.95	15.2	16.5	–	–
M1 lp	2	14.90	14.8	15.0	–	–
M2 Lo	3	21.56	21.0	21.9	0.49	2.3
M2 la	3	16.46	15.6	18.0	1.33	8.0
M2 lp	3	15.43	12.9	19.5	3.56	23.0
M3 Lo	3	20.66	19.5	22.5	1.61	7.8
M3 la	3	14.50	13.2	16.3	1.61	11.1
M3 lp	3	11.70	9.5	14.5	2.55	21.8
Mandible						
LM	1	66.00	–	–	–	–
p3 Lo	1	12.00	–	–	–	–
p3 l	1	6.60	–	–	–	–
p4 Lo	1	12.90	–	–	–	–
p4 l	1	7.50	–	–	–	–
m1 Lo	–	–	–	–	–	–
m1 la	1	9.25	–	–	–	–
m1 lp	1	10.15	–	–	–	–
m2 Lo	1	21.00	–	–	–	–
m2 la	1	11.25	–	–	–	–
m2 lp	1	11.20	–	–	–	–
m3 Lo	1	27.50	–	–	–	–
m3 la	1	11.20	–	–	–	–
m3 lp	1	10.90	–	–	–	–
m3 lt	1	5.50	–	–	–	–

The species *Pontoceros ambiguus* is characterized by elongated spiral horn-cores, which form more than one complete gyre (one and quarter). Their cross section is triangular at the base, becoming elliptical to the top. Three well developed and rather sharp keels are present, associated with three strong furrows. The stronger keel is descending to an anterolateral insertion, where three well developed foramens are present. The horn-cores of *Pontoceros ambiguus* run parallel in their proximal part. The frontals are slightly convex between the horn's bases, while the supraorbital foramens are strong.

The morphological characters of the APL "antilope" fit well with those mentioned for *Pontoceros ambiguus* (Veresgagin *et al.* 1971). Nevertheless, there are some secondary differences, which distinguish the Greek form.

1. The horn-cores of the typical *P. ambiguus* are more elongated than those from APL (Table 12).

2. The index "maximum diameter at the base × 100/length of the horn-core" is about 20 for APL, *vs* 16-18 for the typical *P. ambiguus*. These values indicate that the APL bovid has more massive horn-cores than the typical form of the species.

3. The keels of *P. ambiguus* are sharp, while those of the APL bovid are more smoothly developed.

4. The torsion of the APL horn-cores forms a complete gyre from the base to the top. The torsion of the typical *P. ambiguus* forms more than one complete gyre.

5. The cross section of the horn's base is more triangular in *P. ambiguus*, while it is more elliptical-rounded in APL.

6. The anterolateral keel is associated with three

TABLE 14. — *Pontoceros ambiguus mediterraneus*, APL, Macedonia, Greece. Limb-bones measurements: **1**, length (max); **2**, DT proximal; **3**, DAP proximal; **4**, DT diaphysis; **5**, DAP diaphysis; **6**, DT distal (articular); **7**, DAP distal (articular).

	n	mean	min	max	s	v
Radius						
1	1	237.30	–	–	–	–
2	1	42.00	–	–	–	–
3	1	21.80	–	–	–	–
4	1	23.60	–	–	–	–
5	1	16.20	–	–	–	–
6	1	34.30	–	–	–	–
7	1	21.80	–	–	–	–
McIII+IV						
1	3	224.20	216.8	229.2	6.53	3.0
2	4	36.10	34.5	37.7	1.44	4.0
3	4	25.78	22.6	27.9	2.26	8.8
4	3	20.43	19.2	22.5	1.80	8.8
5	3	19.30	17.7	21.0	1.65	8.6
6	3	36.06	33.5	38.6	2.55	7.0
7	3	24.20	22.6	25.0	1.38	6.0
MtIII+IV						
1	–	–	–	–	–	–
2	1	30.00	–	–	–	–
3	1	33.50	–	–	–	–
Phalanx I						
1	5	59.22	55.3	61.6	2.40	4.0
2	6	17.41	17.0	18.0	0.34	2.0
3	6	21.50	20.4	22.0	0.58	3.0

equally developed foramens in the typical *P. ambiguus*, while it is associated with an important and two secondary foramens in APL.

7. The horn-cores of the typical *P. ambiguus* are parallel in their proximal part, while those from APL diverge from their base.

8. The contact between the horn-core and the pedicel is more clear in the typical form, while it is not developed in APL.

The differences mentioned above are not sufficient for a specific distinction, but they seem to be important to separate the two forms in subspecific level. Thus, the APL *P. ambiguus* was considered as a new subspecies, named *P. ambiguus mediterraneus* n.ssp.

The possible presence of the species *P. ambiguus* in the Mediterranean region is mentioned for the first time by Moya-Sola (1987) and later by Steensma (1988). The latter author has described, from the locality of Libakos (Macedonia, Greece), a bovid, referred to as Antilopinae gen. and sp. indet. A, which shows great similarities with *P. ambiguus* (Steensma 1988). The comparison of the Libakos sample with that from APL (Fig. 15, Table 12) shows that the two forms are very similar, in dimensions as in morphology. Consequently, the Libakos Antilopinae is included to the new subspecies. The available data allow to revise the systematic of the genus *Pontoceros* as following:

Genus *Pontoceros* Veresgagin *et al.*, 1971

TYPE SPECIES. — *Pontoceros ambiguus* Veresgagin *et al.*, 1971.

OTHER REFERENCES. — *Capra Suleman kiakhtensis* Pavlow, 1911; *Spirocerus kjakhtensis* Veresgagin *et* David, 1968; *Antilopinae* gen. and sp. indet. A, Steensma, 1988.

TYPE LOCALITY. — Nogaisk, Azov Sea, Ukraine.

OTHER LOCALITIES. — Margaritovo, Tiraspol, Apollonia-1 and Libakos.

AGE. — Latest Pliocene-early Pleistocene.

EMENDED DIAGNOSIS. — Medium sized "antelope" (probably related to Ovibovini) with straight spiralled and inverse torsioned horn-cores, situated above the orbits and in the lateral borders of the frontals. The horn-cores are strongly inclined backwards (30-40°) and variable laterally. They have three well developed keels, associated with equal number of furrows. In the anterolateral face of the horn's base, there are three well developed foramens of various size. The fronto-parietal suture is Y-shaped. The teeth are rather meso-hypsodont. The premolar row is rather short comparatively to the molars. p4 is completely molarized with continous internal wall. The limb bones are elongated and slender.

Pontoceros ambiguus ambiguus Veresgagin *et al.*, 1971

Pontoceros ambiguus ambiguus Veresgagin *et al.*, 1971: 167-169, fig. 61.

Spirocerus kjakhtensis Veresgagin *et* David, 1968: 391-397.

TYPE LOCALITY. — Nogaisk, Azov Sea, Ukraina.

OTHER LOCALITIES. — Margaritovo, Tiraspol.

AGE. — Latest Pliocene-Early Pleistocene.

EMENDED DIAGNOSIS. — Typical form of the species. Horn-cores strongly inclined backwards and parallel to each other in their proximal part. Cross-section of the horn-cores, triangular at the base to elliptical at the top. Abrubt contact between horn-core and pedicel. Sharp keels. Anterolateral foramens equally developed.

Pontoceros ambiguus mediterraneus n.ssp.

Antilopinae gen. indet. sp. A. Steensma, 1988: 260-263, fig. 81.

TYPE LOCALITY. — Apollonia-1, APL, Macedonia, Greece.

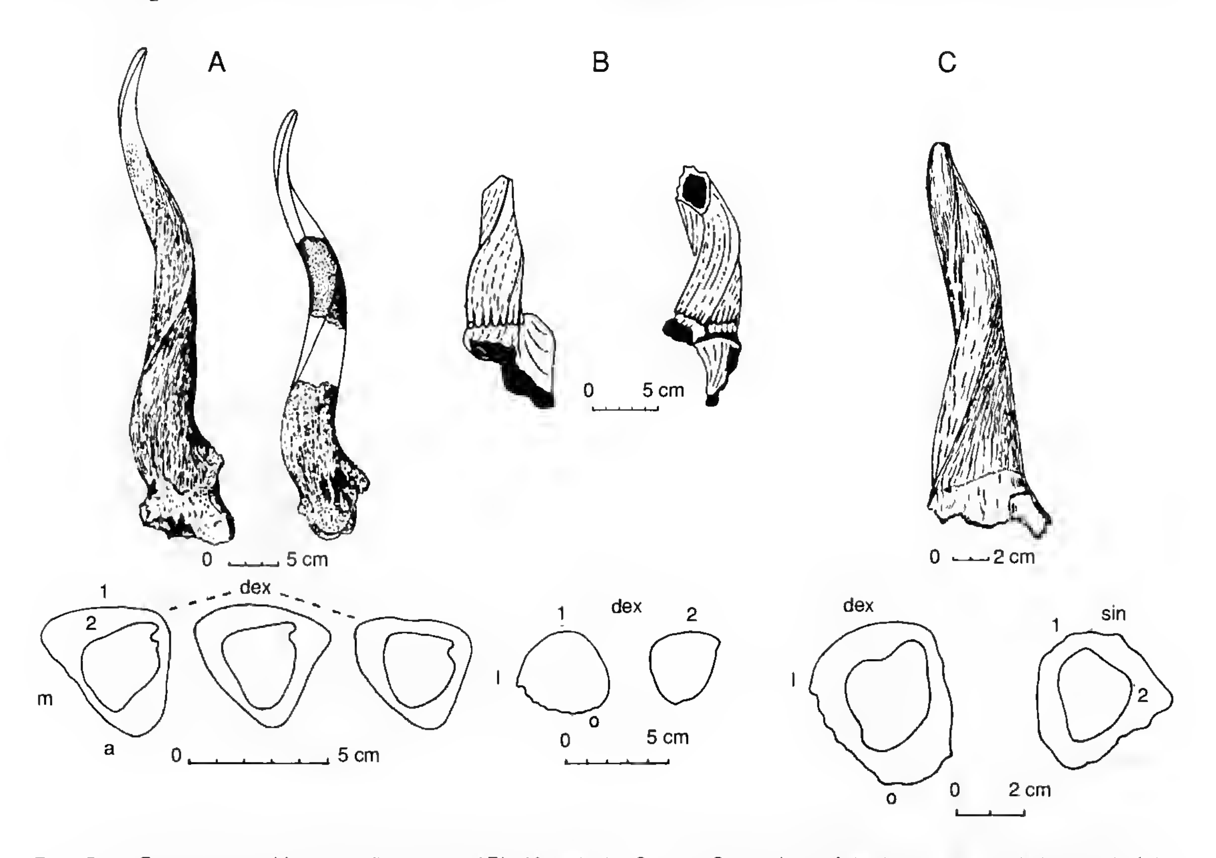


FIG. 15. — *Pontoceros ambiguus mediterraneus*, APL, Macedonia, Greece. Comparison of the horn-core morphology and of the transverse sections, of several forms of *Pontoceros* (data from Veresgagin *et al.* 1971; Steensma 1988): **A**, *P. ambiguus ambiguus*, Nogaisk (former Soviet Union); **B**, *P. ambiguus mediterraneus*, Libakos-Greece; **C**, *P. ambiguus mediterraneus* APL-Greece; **m**, median side; a, posterior side; **l**, lateral side; **o**, anterior side; **1**, cross-section at the base; **2**, *id.* at the middle.

OTHER LOCALITY. — Libakos (Grevena basin, Greece).

AGE. — Early Pleistocene (MNQ20).

DIAGNOSIS. — See above.

Caprinae gen. *et* sp. indet.

Among the fossil material from APL there is a mandibular ramus with p2-m3, a M3 and some limb bones of a medium-sized bovid, clearly different from *Pontoceros ambiguus*. The teeth are very hypsodont with rippled enamel. p3, 4 are molarized. The goat fold of the lower molars is strong. The limb bones are relatively elongated but clearly robuster than those of *Pontoceros*. The robusticity index for the radius is 11.5, 12.7 for the metacarpal.

The general morphological features of the studied specimens are close to those referred for Caprini. Nevertheless, the scarse material cannot allow a certain determination. The APL Caprinae is larger than *Capra alba* Moya-Sola, 1987, *Capra primaeva* Arambourg, 1979 and *Hemitragus bonali* Harle *et* Stehlin, 1914, while it shows similarities with the middle-late Pleistocene *Capra ibex*.

CONCLUDING REMARKS

The study of the artiodactyl material from APL showed the presence of six different forms (one cervid and five bovids). Among them, there are one new species (*Soergelia brigittae*), one new subspecies (*Pontoceros ambiguus mediterraneus*) and a possible new species [*Bison* (*Eobison*) n.sp.]. *Soergelia*, *Praeovibos* and *Eobison* are described for the first time from Greece, while *Pontoceros* is certainly occuring for the first time in the Mediterranean Europe. *Eobison* and *Megaloceros* from APL are two faunal elements of great interest as regards to the origin, the systematic and the palaeogeography of primitive bisons and megaloceres respectively.

The artiodactyls from Apollonia-1, and especially the primitive *Bison*, *Soergelia*, *Pontoceros* and *Megaloceros* suggest an early Pleistocene age for the locality (Kostopoulos & Koufos 1994; Kostopoulos 1996). This age fits well with the biochronological data obtained from the study of carnivores (Koufos 1993) and equids (Koufos *et al.* 1992).

The association of artiodactyls from APL is similar to that of Venta Micena (Spain), Farneta, Pirro Nord (Italy) and Sainzelles (France). The fauna of APL could be placed in the MNQ20 zone of Guérin (1990) or in the Farneta Faunal Unit of Torre *et al.* (1992).

The association of artiodactyls from APL indicates a "savanna grassland" environment (Kostopoulos & Koufos 1995 in press; Kostopoulos 1996) reconstructed as warm and dry with seasonal rainfalls. The tendancy towards an increase of wetness is supported by the fauna characterizing the Platanochori Formation in which the occurrence of fresh-water mollusks, fish otolites and hippopotamids support this opinion.

Acknowledgements

Thanks are due to the Academy of Athens and the National Scholarship Foundation for their economic support. The author is grateful to Prof. G. Koufos, as well as to Dr. Ph. Brugal, Dr. F. Masini, Dr. L. Abbazzi, Dr. Moya-Sola and Dr. S. Sen for their assistance. Dr. M. Patou-Mathis and Dr. A. Gentry are also thanked for reviewing the manuscript.

REFERENCES

Abbazzi L. 1990-1991. — *Il grande cervide del giacimento tardo Villafranchiano di Pietrafitta (Umbria)*. Thesi di Laurea, University of Florence, 168 p.

Arambourg C. 1979. — *Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyla, Carnivora, Primates, Reptiles, Oiseaux)*. Singer-Polignac, Paris, 141 p.

Azzaroli A. 1979. — Critical remarks on some giant deer (genus *Megaceros* Owen) from the Pleistocene of Europe. *Paleontographia Italica* 71: 5-16.

Azzaroli A. & Mazza P. 1992. — On the possible origin of the giant deer *Megaceroides*. *Rendiconti Fisiche della Accademia dei Lincei* 9: 23-32.

Bonifay M. F. 1981. — Les *Praemegaceros* du Pléistocène moyen de la Grotte de l'Escale à Saint-Estève-Janson (Bouches du Rhône) : leur intérêt

dans le contexte biostratigraphique européen. *Bulletin d'Association française, Étude du Quaternaire* 3-4 : 109-120.
Brugal J. P. 1984-1985. — Le *Bos primigenius* Boj, 1827 du Pléistocène moyen des Grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Bulletin du Muséum d'Anthropologie préhistorique,* Monaco 28 : 7-62.
— 1994. — Le bison (Bovidae, Artiodactyla) du Pléistocène moyen ancien de Dutfort (Gard, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle,* Paris, série 4, C 16 : 349-381.
Cregut E. & Guérin C. 1979. — Première découverte en Europe sud-occidentale de *Praeovibos priscus* (Mammalia, Artiodactyla, Ovibovinae) dans le gisement Pléistocène moyen ante-Rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées orientales, France). *Géobios* 12 : 459-465.
De Giuli C. & Masini F. 1983. — A new element of the Late Villafranchian (Tasso Unit) faunas of Italy: occurence of Ovibovini (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) in the fauna of Casa Frata (Upper Valdarno, Tuscany). *Bollettino della Società Geologica Italiana* 22: 271-280.
Duvernois M.-P. & Guérin C. 1989. — Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Géobios* 22 : 339-379.
Flerov C. C. 1976. — Die fossilen Bisonreste von Taubach und ihre Stellung in der Entwicklungsgeschichte der Gattung *Bison* in Europa. *Quartärpaläontologie* 2: 179-208.
Gentry A. W. 1970. — Revised classification for *Makapania broomi* Wells and Cooke (Bovidae, Mammalia). *Palaeontographia africana* 13: 63-67.
Guérin C. 1990. — Biozones or Mammal Units? Methods and limits in Biochronology, *in* Lindsay E. H., Fahlbusch V. and Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology,* Nato Asi Plenum Press, New York, Serie A 180: 119-130.
Heintz E. 1970. — Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle,* Paris, 22, Volumes I et II.
Kahlke H.-D. 1963. — *Ovibos* aus den Kiesen von Süssenborn. *Zeitschrift Geologische,* Berlin, 12, 8: 942-972.
— 1964. — Early-middle Pleistocene (Mindel/Elster) *Praeovibos* and *Ovibos. Commentationes Biologicae* Helsinki, 16, 5: 1-17.
— 1968. — Die Cerviden-Reste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf. Abhandlungen Zentral Geologische Institut, *Paläontologische Abhandlungen* 23: 201-240.
— 1969. — Die *Soergelia*-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen,* Berlin, Sec. A, 3: 531-545.
Kostopoulos D. S. 1996. — *The Plio-Pleistocene Artiodactyls from Macedonia: Systematics, Biochronology, Paleoecology.* Ph. D. Thesis, University of Thessaloniki, 540 p. [in Greek].
Kostopoulos D. S. & Koufos G. D. 1994. — The Plio-Pleistocene artiodactyls from Macedonia and their biostratigraphic significance; preliminary report. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences,* série II Paris 318 : 1267-1272.
— In press. — Paleoecological remarks on the Villafranchian faunas of Macedonia, Greece. Proceeding X Congress CMNRS, *Journal of Paleontology, Geological Survey of Romania.*
Koufos G. D. 1993. — Late Pliocene carnivores from western Macedonia (Greece). *Paläontologische Zeitschrift* 67: 357-376.
Koufos G. D., Syrides G. E., Kostopoulos D. S. & Koliadimou K. K. 1992. — Apollonia, a new vertebrate site in the Pleistocene of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece); the first fossil freshwater mollusks in the area. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences,* Paris 315 : 1041-1046.
— 1995. — Preliminary results about the stratigraphy and the palaeoenvironment of Mygdonia basin, Macedonia, Greece. *Geobios* Mémoire Spécial 18 : 243-249.
Martinez B. 1992. — *Revisión sistematica de la fauna de macromamiferos del yacimiento de Venta Micena* (Orce, Granada, España): 21-85, *in* "Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia". Ayuntemiento de Orce ed., Museo de Prehistoria Josef Gibert.
Masini F. 1989. — *I bovini Villafranchiani dell'Italia.* Doc. Thesis, University of Florence, Volumes I & II: 1-152.
Menendez E. 1987. — Cervidos del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena-2, Orce (Granada, Espana). *Paleontologia i Evolucio,* Memoria Especial 1: 129-181.
Moya-Sola S. 1987. — Los Bovidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada). *Paleontologia i Evolucio,* Memoria Especial 1: 181-236.
Pavlow M. 1911. — Mammifères fossiles du Musée de Troitzkossawsk-Kiakhta. *Travaux de la Sous-Section de Troitzkossawsk-Kiakhta, section du pays d'Amour de la Société Impériale russe de Géographie* 13 : 21-59.
Radulesco C. & Samson P. 1965. — *Soergelia elisabethae* Schaub dans le Pléistocène moyen de l'Olténie (Roumanie). *Eclogae Geologicae Helvetica* 58: 1107-1110.
— 1967. — Sur un nouveau cerf mégacerin du Pléistocène moyen de la dépression de Brassov (Roumanie). *Geologica Romana* 6: 317-344.
Sala B. 1987. — *Bison schoetensacki* Freud. from Isernia la Pineta (early Mid-Pleistocene, Italy) and revision of the European species of bison. *Palaeontographia Italica* 74: 113-170.
Schaub S. 1951. — *Soergelia* n.gen., ein Caprinae aus dem thuringischen Altpleistocaen. *Eclogae Geologicae Helvetica* 44: 375-381.
Sher A. V. 1986. — Olyorian land mammal age of Northeastern Siberia. *Paleontographia Italica* 74: 97-112.

Sotnikova M. & Vislobokova I. 1990. — Pleistocene mammals from Lakhuti southern Tadjikistan, USSR. *Quartärpaläontologie* 8: 237-244.

Steensma K.-J. 1988. — *Plio-Pleistozane Grosssaugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastoria/Grevena, sudlich von Neapolis-NW-Griechenland.* Doct. Thesis, Tech. Univ. Clausthal, 315 p.

Teilhard de Chardin P. & Piveteau J. 1930. — Les mammifères fossiles de Nihovan. *Annales de Paléontologie* 19 : 1-134.

Torre D., Ficcarelli G., Masini F., Rook L. & Sala B. 1992. — Mammal dispersal events in the early Pleistocene of western Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153: 51-58.

Tsoukala E. 1989. — *Contribution to the study of the Pleistocene fauna of large mammals (Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla) from Petralona cave Chalkidiki (N. Greece).* Ph. D. Thesis, University of Thessaloniki, 360 p. [in Greek].

Veresgagin N. & David A. 1968. — Die Saugertierfauna aus den fruhanthropogenen Kiesen von Tiraspol. *Berichte deutschen Gesellschaft geologischen Wissenschaft A Geologie-Paläontologie* 13: 391-397.

Veresgagin N., Alexejeva L., David A., Baigusheva V. 1971. — Genre *Pontoceros*: 167-170, *in* Nikiforova K. (ed.), *Pleistocene of Tiraspol.* Sntnhsa editor, Kishinev.

Vislobokova I. 1990. — The basic features of historical development and classification of the Ruminantia. *Paleontological zhournal* 4: 3-14.

— 1992. — Neogene deer in Eurasia. *Paleontologia i Evolucio* 24/25: 149-154.

Vislobokova I. & Changkang H. 1990. — On the evolution of Megacerines. *Vertebrata PalAsiatica* 4: 150-158.

Submitted for publication on 25 September 1996; accepted on 18 December 1996.

New excavations in the Neogene mammalian localities of Mytilinii, Samos Island, Greece

George D. KOUFOS, George E. SYRIDES, Dimitris S. KOSTOPOULOS, Kalliopi K. KOLIADIMOU, Ioanna A. SYLVESTROU, George Ch. SEITANIDIS and Theodora D. VLACHOU
Aristotle University of Thessaloniki, Department of Geology and Physical Geography, Laboratory of Geology and Palaeontology, 54006 Thessaloniki (Greece)

Koufos G. D., Syrides G. E., Kostopoulos D. S., Koliadimou K. K., Sylvestrou I. A., Seitanidis G. Ch. & Vlachou T. D. 1997. — New excavations in the Neogene mammalian localities of Mytilinii, Samos Island, Greece. *Geodiversitas* 19 (4) : 877-885.

ABSTRACT
In the present article the first data from the new campaign of excavations in the Neogene mammalian localities of the Mytilinii Basin (Samos island, Greece) are given. The faunal composition of five different fossiliferous sites, as well as the first stratigraphic and biochronological data on their deposits are also presented. The mammal faunas newly collected in five sites are all early-middle Turolian age.

KEY WORDS
mammals,
stratigraphy,
Late Miocene,
Turolian,
Greece.

RÉSUMÉ
Dans cet article sont présentés les premiers résultats des nouvelles recherches sur les localités de mammifères de Samos. La composition faunique de cinq gisements fossilifères, ainsi que la stratigraphie des dépôts sédimentaires de la région permettent de proposer des corrélations avec la biochronologie mammalienne de l'Europe. Les nouvelles faunes que nous avons récoltées dans cinq sites à Samos sont datées du Turolien inférieur et moyen.

MOTS CLÉS
mammifères,
stratigraphie,
Miocène supérieur,
Turolien,
Grèce.

INTRODUCTION

The fossiliferous deposits of the Mytilinii Basin in Samos island were known since the second half of the last century (Forsyth Major 1894). A great amount of mammalian fossils has been unearthed from several localities, housed now in various museums of Europe and United States. Numerous papers referring to fossils, stratigraphy and chronology of the Mytilinii Basin have been published. However, the main problem, when the old collections are concerned, is that fossils collected from different localities are mixed. As a result, it is difficult, or at least doubtfull, to correlate mammalian taxa with the localities and consequently with the local stratigraphy. Sometimes the number of the determined species from one locality is very high. For example, the faunal list of Quarry 1 (Q1) enumerates sixteen species of bovids (Solounias 1981), a number which is unusual for a single locality. In the Late Miocene localities of Macedonia, Greece, the maximum observed number of bovids is seven in the locality "Ravin des Zouaves 5" RZO (Bonis *et al.* 1992).

Most of the old collectors of Samos were not palaeontologists and they collected fossils for selling them. So the informations on the exact locality where they have been found remain very poor. Brown's collection has locality indications but the relocation and correlation of the old quarries with the recent collections are questionable. Solounias (1981) tried to relocate the old fossil quarries and to identify the collections and taxa related to them in different museums and universities in Europe and United States; consequently, he established faunal lists for most of the old fossil quarries. More recently Bernor *et al.* (1996) used these relocations to propose correlations of the Samos faunas with the European Neogene mammal chronology. Some micromammals collected from two sites of the basin with clear locality indications are also known (Black *et al.* 1980).

Prof. J. Melentis excavated in 1963 in the Andrianos ravine and his collection is now stored in the Mytilinii Museum. In the same locality the first author (G. D. K.) was digging in 1986, together with Prof. J. Melentis. This locality is named as MTLA in the present paper.

Concerning the age of the Samos fauna there are also different opinions. According to Gentry (1971) and Sondaar (1971) there are two different faunas in the Samos material, dated as early and late Turolian. Solounias (1981) considers that the Mytilinii Formation, including the fossiliferous layers, was deposited in a very short time interval and that the faunal differences are due to seasonal or very minor time differences or to ecological changes.

The mixing of the Samos material, the difficulties in the relocation of the old quarries and consequently of their stratigraphic position, as well as their questionable correlation with the old collections, raise a series of problems, doubts and questions related with systematics, faunal composition, chronology and palaeoecology.

Considering all the above mentioned problems, it is necessary to have new collections from certain fossiliferous levels which can provide more precise stratigraphic information. For this reason we decided to start our work in Samos from "zero point" with a new series of excavations, together with a detailed study of the stratigraphy. Our field work started in 1993 and an extensive prospection allowed us to locate several fossiliferous sites. During 1994 and 1996, excavations in some of them were decided, while a new study of the stratigraphy was initiated in 1996. This paper presents new data on the mammal localities and their faunal content, along with some stratigraphical and biochronological observations.

LOCALITIES

The localities in which excavations were carried out are situated NW of the village of Mytilinii (Fig. 1). In Adrianos ravine – ravine of Stefanidis according to Melentis (1969) – three different fossiliferous sites have been recognized. The locality was named "Mytilinii 1", MTL and its three sites are abbreviated as MTLA, MTLB and MTLC. The latter two sites are new. Their stratigraphical relationships are discussed below. Two other fossiliferous sites were found in the ravine of Potamies and were named "Mytilinii 3" (MYT) and "Mytilinii 4" (MLN; Fig. 1). Several

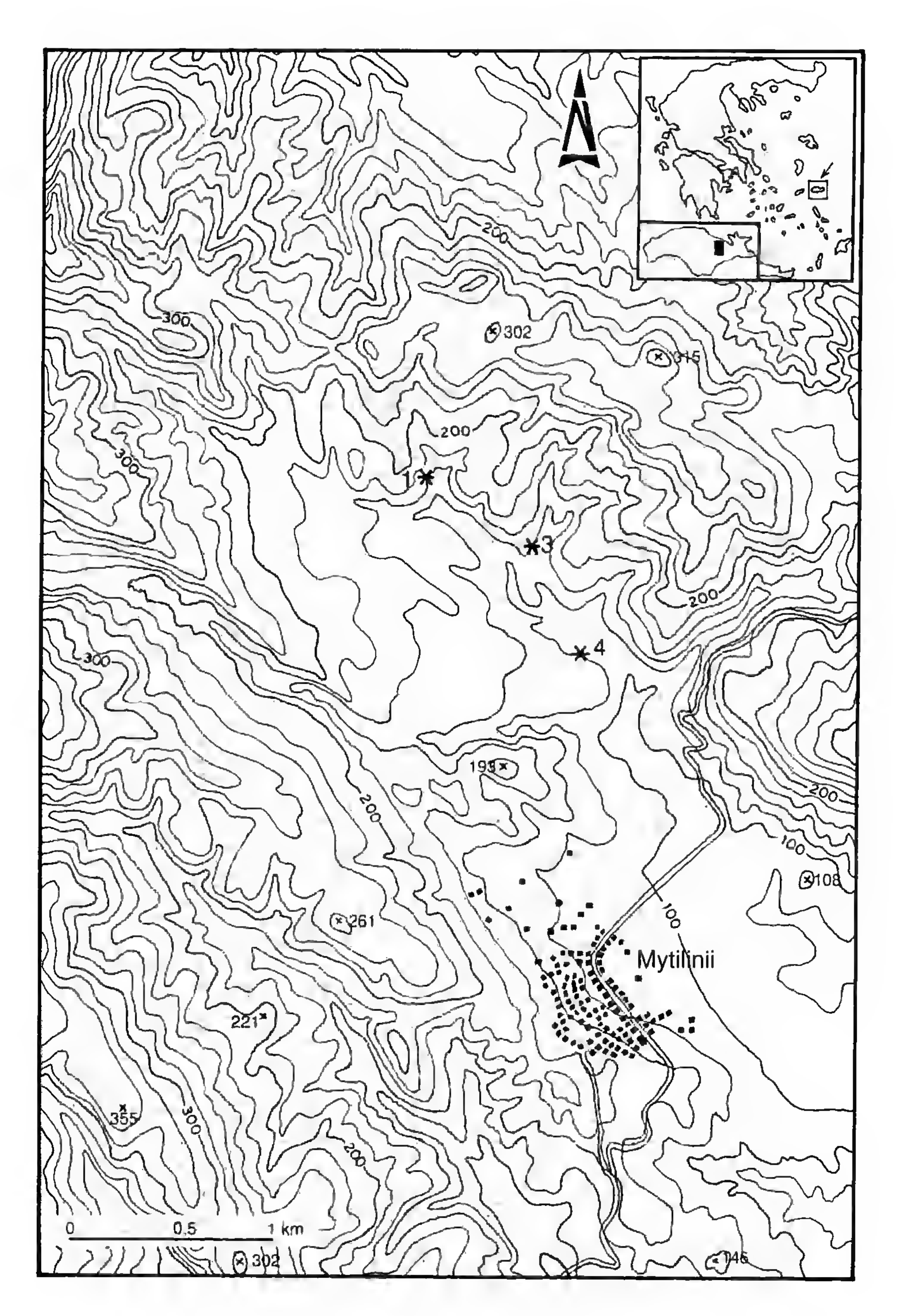


FIG. 1. — Topographic map of the Mytilinii area with the fossiliferous sites.

scattered bones have also been found in various sites of the basin but without enough concentration to be investigated. According to the relocation of the old quarries given by Solounias (1981), the locality MTL is probably equivalent to Q1 or QA, while MYT and MLN possibly correspond to Q3 and Q4 respectively.

STRATIGRAPHY

The Neogene stratigraphy of the Mytilinii Basin was studied by several authors (Meissner 1976; Theodoropoulos 1979; Solounias 1981; Weidmann *et al.* 1984). According to the last two papers, the Neogene deposits of the area are divided in five formations. Fossil bones are found in the Mytilinii Formation and more precisely in its two members "Old Mill Beds" and "Main Bone Beds".

Our aim is to study the detailed stratigraphy of the fossiliferous area and to locate the relative position of the various fossiliferous sites from which we collected fossils. The study of the local stratigraphy is very difficult because the area is strongly faulted of and marked lateral facies changes make difficult to follow lithologic horizons. Moreover, the alternation of beds with similar lithology makes the conditions more complicated. We begin to study various outcrops starting with those in which the localities "Mytilinii 1" (MTL) and "Mytilinii 3" (MYT) were found.

The "Mytilinii 1" (MTL) outcrop is situated in Adrianos ravine about 2.5 km NW of the village of Mytilinii (Fig. 1). At the base, the deposits consist of sands and silts with lenses of rounded pebbles from the preneogene basement, of volcanic rocks and of the older Neogene marly limestones (Fig. 2). This lithology is continuing toward the top of the outcrop with several intercalations of marly limestones and volcanoclastics. A fault cuts the outcrop and provides difficulties to follow laterally the fossiliferous level. In the northwestern bank of the ravine the bones are situated near the bottom of the ravine (Fig. 2) in a hard silty sandstone (MTLA). In 1996, in a higher level about 5-6 m above MTLA, the remains of an old excavation have been found, from which several bones sometimes complete, have been collected. These remains indicate that the old excavators were only interested in collecting skulls and mandibles, while they broke and disposed of the others; consequently, their collections are selected and biased. In the south-eastern flank of the ravine, two fossiliferous sites have been discovered: one at the bottom of the ravine (MTLC) and another near the top, about 25 m higher than the first one (MTLB). Taking into account all these observations, two hypotheses are possible: (1) if there is not any fault along the Andrianos ravine, three different fossiliferous levels should have occured; (2) if there is a fault, at least two different levels can be distinguished. This situation confirms the difficulties to correlate the old fossiliferous sites. The old material labelled as Q1 or QA was probably collected from our locality MTL. But the question whether Q1 and QA belong, or not, to the same horizon is still open. If they are stratigraphically

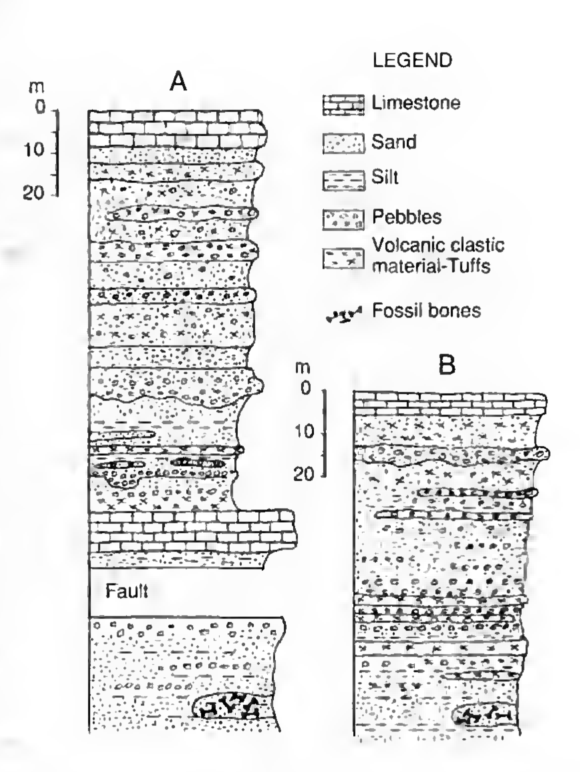


Fig. 2. — Stratigraphic column of "Mytilinii 1", MTL (**A**) and "Mytilinii 2", MYT (**B**) outcrops.

different, which of them can be correlated with the fossiliferous sites of MTL? In Kemiklitepe, Turkey, two fossiliferous levels with a height difference of less than 15 m have been dated as MN11 and MN12 respectively (Sen *et al.* 1994). It is also interesting to note that the localities MTLA and MTLB yielded some cores of land snails (Helicidae).

The other outcrop "Mytilinii 3" (MYT) is situated in the area of Potamies, about 2 km from the village of Mytilinii (Fig. 1). The lithology is similar to that of MTL, with sands and silts, and intercalations of volcanoclastics and marly limestones. However, the coarse material predominates in the MYT outcrop. The horizon with bones is situated near the bottom of the outcrop.

FAUNA

Vertebrate taxa

The collected and prepared material from MTLA includes complete skulls and mandibles of rhinocerotids, ictitheres, bovids and suids, as well as several complete postcranial elements allowing a quite accurate determination. The sample from MYT is not so good, but the occurence of some taxa is well argued. From the other localities found during the last field campaign, only few specimens have been unearthed; they are often badly preserved because of the surface weathering. These localities will be better investigated in the future. The determination of the available material from each locality gives the following faunal lists:

MTLA. *Pseudomeriones* cf. *pythagorasi*, *Promeles* sp., *Hyaenotherium wongii*, *Orycteropus gaudryi*, *Hipparion* cf. *proboscideum*, *Hipparion* sp., *Dicerorhinus pikermiensis*, *Microstonyx major*, *Samotherium boissieri*, *Miotragoceros monacensis*, *Tragoportax* cf. *rugosifrons*, *Gazella* sp., *Protoryx carolinae*, *Pseudotragus parvidens*, Antilopinae indet., Bovidae indet.

MTLB. *Hipparion* sp., *Dicerorhinus* cf. *pikermiensis*, *Samotherium boissieri*.

MTLC. *Hipparion* sp., *Dicerorhinus* sp., *Samotherium boissieri*.

MYT. *Hipparion* sp., *Hipparion* cf. *proboscideum*, *Dicerorhinus* cf. *pikermiensis*, *Samotherium boissieri*, *Protoryx* cf. *laticeps*, *Protoryx* sp., cf. *Pseudotragus*.

MLN. *Hipparion* sp., ? *Protoryx* sp., ? *Tragoportax* sp.

The presence of *Pseudomeriones* in MTLA is significant because small mammals have been found together with the large ones for first time in Samos mammal localities. This taxon is already known in Samos from the sites S2-3 from which N. Solounias washed sediments (Black *et al.* 1980). Our material consists of an hemimandible with m1-2, a right m1 and a right M1; we plan to pursue washing-screening more sediment from MTLA during the next field season in order to check if there are more micromammals or if they are accidentaly occuring.

Invertebrate taxa

During the stratigraphic investigation in various places on the field, several invertebrate fossils have been collected: in the limestones of Ano Vathy, *Planorbis* sp., ? Melanopsidae indet. and ? Lymnaeidae indet.; in the limestones east of Pythagorion, Melanopsidae indet; in the mammal localities MTLA and MTLB some cores of Helicidae indet.; *Brotia* cf. *graeca* (Stefani) in the lime-stones with *Phragmites* of Stefana Hill, near Mytilinii; in the marls and limestones, near the village of Mavratzei, *Planorbis* sp. and Lymnaeidae indet.; in the green marls north of Mavratzei a small faunule with *Bithynia* sp., ? *Lymnaea* sp., ? *Planorbis* sp. and Hydrobiidae indet. Another small faunule including Hydrobiidae indet., *Planorbis* sp. and ostracodes has been found in the limestones near the monastery of Timiou Stavrou.

Comparison of the fauna

The MTLA collection is the richest one and good comparisons can be drawn with other equivalent aged localities. The carnivores are represented by a skull and some mandibular remains of an ictithere refered to as *Hyaenotherium wongii* based on the morphology and size. The skull and mandible from MTLA is similar to those of "Ravin des Zouaves 5" and Vathylakkos 2, 3 in Axios Valley dated to early Turolian. An isolated m1 is reported to *Promeles* sp. It has the typical morphology of *Promeles* from Pikermi but it is

slightly longer. The rhinocerotids are well represented in the MTLA material by skulls, mandibular fragments and postcranial elements. Their morphology shows strong resemblance to that of *Dicerorhinus pikermiensis* from Pikermi. The hipparions are poorly represented and the material consists of some maxillary and mandibular remains and postcranial elements. The occurrence of two species is supposed. A large one is metrically close to *H. proboscideum*, but because of the lack of cranial remains it is referred to as *H.* cf. *proboscideum*. Some other hipparion remains correspond to small to middle-sized species. They represent either one species with its extremes values or two species. More material is needed to check their systematic position, hence their attribution to *Hipparion* sp. Abundant postcranial bones of giraffids have been found in MTLA, and all belong to *Samotherium boissieri*, the well-known giraffid of Samos. The bovids are numerous and some of them are represented by well preserved skulls and other cranial remains. Their preliminary comparison with those from the Late Miocene localities of Axios Valley, Macedonia, Greece, suggests similarities with the early Turolian forms.

Chronology of Samos fauna

As we mentioned above, controversial opinions have been expressed about the age and time span of the Samos mammal faunas. The initial opinion envisaged that there are two different faunas dated as early Turolian (MN11) and late Turolian (MN13) respectively (Gentry 1971; Sondaar 1971). It is necessary to mention here that van Couvering & Miller (1971) have calculated, for the tuffs included in the Mytilinii Formation, an approximate K/Ar age of 8.5 Ma (early Turolian). The other opinion is that the Turolian mammals from Samos localities might be considered as belonging to a single fauna, while the Mytilinii Formation which includes the fossiliferous beds was accumulated in less than 0.5 Ma (Black *et al.* 1980; Solounias 1981). Later on, Weidmann *et al.* (1984) provided several K/Ar datings on sanidines and biotites from different tuffaceous horizons of the Mytilinii Formation, and thus showed that the fossiliferous horizons are bracketed between 8.5 and 6.2 Ma, which means a duration of more than 1.5 Ma for the Samos faunas. In the recent calibration of the MN zones (Steininger *et al.* 1996), this time interval recovers MN11, MN12 and the base of MN13. The magnetostratigraphic study of the upper part of the Mytilinii Formation suggests that the upper mammalian fossiliferous levels are included in the time span from 6.4-6.1 Ma (Sen & Valet 1986). Using the single crystal $^{39}Ar/^{40}Ar$ dating on sanidine, the lower fossiliferous level ("Old Mill beds") was dated as 8.33 ± 0.05 Ma and the upper fossiliferous level ("Main Bone Beds") as > 7.1 Ma (Swisher III 1996).

The available new material from Samos localities is still insufficient to give complete biochronological results. However the material from MTLA is abundant enough to be compared with other localities and to provide information about the age of the locality. The MTLA fauna is compared at specific level (Table 1) with two sets of faunas, both from recent excavations and with precise stratigraphical informations. The first set includes the faunas of two localities in Macedonia, Greece, "Vathylakkos 3", VAT and "Ravin des Zouaves 5", RZO; both have been dated as early Turolian, MN11 (Bonis *et al.* 1988; Koufos 1990). The other set includes the localities "Kemiklitepe D", KTD and "Kemiklitepe A-B", KTA-B from western Turkey; the first one is dated as early Turolian (MN11) while the second as middle Turolian (MN12) (Bonis *et al.* 1994; Sen *et al.* 1994).

The composition of the MTLA fauna presents strong similarities with those of Kemiklitepe localities, suggesting an early-middle Turolian age (Table 1). Its comparison with that of RZO shows that half of the genera recognized in MTLA occurred also in RZO, while several species are shared with both faunas (Table 1). The similarity of the MTLA fauna, both at generic and specific levels with that of "Vathylakkos 3" is also remarkable; among others we stress the presence of *Samotherium boissieri* in both localities (Table 1) as demonstrative. Consequently, an early Turolian age is possible for the MTLA fauna. The material from the locality MYT is still poor, although it shares faunal similarities with MTLA.

TABLE 1. — Faunal composition of MTLA in comparison with other Turolian localities from eastern Mediterranean. The names of the localities are abbreviated as: **MTLA**, Mytilinii 1A, Samos Island; **VAT**, Vathylakkos 3, Macedonia, Greece; **RZO**, Ravin des Zouaves 5, Macedonia, Greece; **KTD**, **KTA-B**, Kemiklitepe, sites D and A-B in western Turkey.

Genera	Species	MTL-A	VAT	RZO	KTD	KTA-B
Mesopithecus	*delsoni*	–	–	+	–	–
Mesopithecus	*pentelicus*	–	cf.	–	–	–
Pseudomeriones	*pythagorasi*	cf.	–	–	–	sp.
Hystrix	*primigenia*	–	–	–	–	+
? *Indarctos*		–	–	–	–	+
Plesiogulo	*crassa*	–	+	–	–	–
Promeles	sp.	+	–	–	–	–
Plioviverrops	*orbignyi*	–	+	–	–	–
Plioviverrops	*guerini*	–	cf.	–	–	–
Ictitherium	*viverrinum*	–	+	+	–	–
Hyaenotherium	*wongii*	+	+	+	–	+
Lycyaena		–	–	–	–	sp.
Adcrocuta	*eximia*	–	+	+	–	+
Chasmaporthetes	*bonisi*	–	–	+	–	–
Machairodus	*aphanistus*	–	sp.	sp.	+	–
Orycteropus	*gaudryi*	+	–	–	–	+
Choerolophodon	*pentelici*	–	+	+	+	+
Zygolophodon	*turicensis*	sp.	–	+	–	–
Pliohyrax	*graecus*	–	–	–	sp.	+
Hipparion	*proboscideum*	cf.	–	+	–	–
Hipparion	*dietrichi*	–	+	+	–	–
Hipparion	*macedonicum*	–	+	+	–	–
Hipparion	*mediterraneum*	–	–	–	+	+
Hipparion	*matthewi*	–	–	–	?	+
Hipparion	sp. (small-sized)	+	–	–	+	?
Macrotherium	*macedonicum*	–	+	–	–	–
Ancylotherium	*pentelicum*	–	–	–	–	cf.
Aceratherium		–	sp.	–	–	–
Chilotherium	*persiae*	–	–	–	aff.	? sp.
Dicerorhinus	*pikermiensis*	+	–	–	? +	–
Ceratotherium	*neumayri*	–	+	+	+	+
Microstonyx	*major*	+	+	+	–	–
Propotamochoerus	*hysudricus*	–	–	+	–	–
Dorcatherium	*puyhauberti*	–	+	–	–	–
Palaeotragus	*rouenii*	–	–	+	+	+
Samotherium	*boissieri*	cf.	+	–	aff.	–
Samotherium	*major*	–	–	–	–	+
Helladotherium	*duvernoyi*	–	–	+	–	–
Bohlinia	*attica*	–	+	–	–	–
Tragoportax	*rugosifrons*	cf.	+	+	–	–
Prostrepsiceros	*zitteli*	–	+	+	–	–
Prostrepsiceros	*rotundicornis*	–	–	+	–	–
Nisidorcas	*planicornis*	–	+	+	–	–
Gazella	*pilgrimi*	–	+	+	–	–
Gazella	sp.	+	–	+	–	–
? *Oiceros*	*wegneri*	–	–	–	–	cf.
Palaeoreas	*lindermayeri*	–	+	–	–	–
Palaeoreas	*zouavei*	–	–	+	–	–
Palaeoreas	*elegans*	–	–	–	cf.	–
Criotherium	*argalioides*	–	–	–	+	–
Protoryx	*carolinae*	+	sp.	sp.	–	–
Protoryx	*laticeps*	–	–	–	–	+
Pseudotragus	*parvidens*	cf.	–	–	+	–

The material from the other Samos localities, newly discovered, is still poor and the determinations preliminar. Nevertheless, they all contain typical Turolian taxa. In the future field work, we plan to pursue the excavations in different localities, along with detailed stratigraphy of the fossiliferous deposits. Our main aim is to provide reliable faunal associations correctly placed in the local stratigraphy in order to establish a biochronologic scale of the fossiliferous deposits in Samos island.

Acknowledgements

The new campaign of excavations in Samos would not have begun without the financial support of the Konstantinos and Maria Zimalis Foundation; for this reason we gratefully thank the Council of the Foundation and its president E. Zimalis. Many thanks to the Prefecture of Samos and to the prefect, Mr P. Vardikos, for the financial support given us in 1996 (Project No. 4623). Thanks also to the Community of Mytilinii, to the Major P. Konstantinidis and to the former Major K. Kaplantzis for their help. We wish to thank Prof. A. Psilovikos for his help during the excavations. There are many other persons and villagers who helped us during our work in the area, we thank all of them. Many thanks to Dr S. Sen for the usefull comments on the manuscript. The first author wish to express his warmest thanks to Mrs Stella Psilovikos and to Christos and Eutychia Seitanidis for their great hospitality during all his visits in Samos since the beginning of the 80's.

REFERENCES

Bernor R. L., Solounias N., Swisher III C. C. & van Couvering J. A. 1996. — The correlation of three classical "Pikermian" mammal faunas – Maragheh, Samos, Pikermi – with the european MN unit system: 137-156, *in* Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mittmann H. W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press.

Black C., Krishtalka L. & Solounias N. 1980. — Mammalian fossils of Samos and Pikermi. Part 1. The Turolian rodents and insectivores of Samos. *Annals of the Carnegie Museum* 49: 359-378.

Bonis L. de, Bouvrain G. & Koufos G. D. 1988. — Late Miocene mammal localities of the lower Axios valley (Macedonia, Greece) and their stratigraphical significance. *Modern Geology* 13: 141-147.

Bonis L. de, Bouvrain G., Geraads D. & Koufos G. D. 1992. — Diversity and palaeoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 91: 99-121.

Bonis L. de, Bouvrain G., Geraads D., Koufos G. D., Sen S. & Tassy P. 1994. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 11. Biochronologie, paléoécologie et relations paléobiogéographiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 16 (1) : 225-240.

Brown B. 1927. — Samos – Romantic Island of the Aegean. *Natural History*, New York 27: 19-32.

Forsyth Major C.-J. 1894. — Le gisement fossilifère de Mytilini et catalogue d'ossements fossiles : 1-15. Lausanne.

Gentry A. W. 1971. — The earliest goats and other antelopes from the Samos Hipparion fauna. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, Geology 20: 231-296.

Koufos G. D. 1990. — The hipparions of the lower Axios valley (Macedonia, Greece). Implications for the Neogene stratigraphy and the evolution of hipparions: 321-338, *in* Lindsay E., Fahlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press.

Meissner B. 1976. — Das Neogen von Ost-Samos. Sedimentationsgeschichte und Korrelation. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlung* B 152: 161-176.

Melentis J. 1969. — Paläontologische ausgrabungen auf der insel Samos (eine vorläufige mitteilung). *Proceedings of the Academy of Athens* 43: 344-346.

Sen S. & Valet J. P. 1986. — Magnetostratigraphy of late Miocene continental deposits in Samos, Greece. *Earth and Planetary Science Letters* 80: 167-174.

Sen S., Bonis L. de, Dalfes N., Geraads D. & Koufos G. D. 1994. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 1. Stratigraphie et magnétostratigraphie. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 16 (1) : 5-17.

Solounias N. 1981. — The Turolian fauna from the island of Samos, Greece, with special emphasis on the Hyaenids and the Bovids. *Contributions to Vertebrate Evolution* 6: 1-232.

Sondaar P. Y. 1971. — The Samos Hipparion. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* B 74: 417-441.

Steininger F. F., Berggren W. A., Kent D. V., Bernor R. L., Sen S. & Agusti J. 1996. — Circum Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine continental chronologic correlations of

European Mammal Units: 7-46, *in* Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mittmann H. W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press.
Swisher III C. C. 1996. — 40Ar/39Ar dating of some key European and west Asian late Miocene age vertebrate localities and their contribution to mammal Neogene (MN) correlations: 64-77, *in* Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mittmann H. W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press.
Theodoropoulos D. 1979. — Samos Island, Geological Map 1:50.000, with explanations. *Institute of Geology and Mining Research*, Athens.
Van Couvering J. A. & Miller J. A. 1971. — Late Miocene marine scale and non-marine time scale in Europe. *Nature* 230: 559-563.
Weidmann M., Solounias N., Drake R. & Curtis G. 1984. — Neogene stratigraphy of the eastern basin, Samos island, Greece. *Geobios* 17 : 477-490.

Submitted for publication on 19 June 1997;
accepted on 2 September 1997.

Instructions aux auteurs

La ligne éditoriale
Elle prendra en compte divers aspects de la recherche en Sciences de la Terre, en particulier l'histoire et le comportement des bassins sédimentaires, la paléobiodiversité et les paléoenvironnements. Un numéro de *Geodiversitas* par an pourra être consacré, exceptionnellement, au débat contradictoire sur un sujet d'actualité, ou sur un thème donné et sous la responsabilité d'éditeur(s) invité(s).

Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité *a priori*, devront suivre rigoureusement les recommandations aux auteurs (voir ci-dessous) et seront adressés à la revue :

Service des Publications Scientifiques du Muséum,
Geodiversitas,
57 rue Cuvier,
F-75231 Paris cedex 05
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e. mail : bulletin@mnhn.fr

Les chapitres de systématique devront se conformer aux règles du *Code International de Nomenclature Zoologique*.
Tout manuscrit non conforme à ces instructions sera retourné pour mise au point. Chaque manuscrit est évalué par deux rapporteurs, ou plus.

Instructions aux auteurs
Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires (un original et deux copies) au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3.5" de format Apple Macintosh ou compatible IBM (traitement de texte Word de préférence), qui devra contenir également les tableaux et éventuellement les illustrations (Adobe Illustrator, Photoshop ; Deneba Canvas).

Le format
Les manuscrits, écrits en français ou en anglais, doivent être structurés comme suit :
– titre si possible bref, en français et en anglais ; un titre courant doit être proposé ;
– nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s), en indiquant si possible le numéro de Fax et l'adresse électronique ;
– résumés écrits en français et en anglais (800 signes au maximum chacun), suivis des mots clés et « key words » ;
– dans le texte courant, utiliser les italiques pour tous les noms en latin (taxons de rang générique et spécifique, *et al...*) ;
– dans le texte courant, les références aux auteurs seront en minuscules, ex. Dupont (2001), Dupont (2001, 2002), (Dupont 2001 ; Durand 2002), Dupont (2001 : 1), Dupont (2001, fig. 2).
– dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Tableau 1) ;
– les remerciements seront placés à la fin du texte, avant les références bibliographiques ;
– les références bibliographiques doivent suivre les exemples donnés ci-dessous ;
– indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations dans le texte définitif ;
– donner les légendes des figures sur une feuille séparée.

Les illustrations
Une attention particulière sera portée à la qualité et la pertinence de l'illustration.
Les illustrations au trait doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regroupées, et dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C...). Les planches photographiques, placées dans le corps de l'article et non regroupées à la fin de celui-ci, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une largeur de colonne (70 × 190 mm) ou sur toute la largeur de la justification (144 × 190 mm). La rédaction encourage la présentation de photographies avec tout ou partie de leur interprétation par un ou des dessins au trait. Aucune légende, ni lettrage ne sera placé sur les originaux. Ils figureront sur un calque joint avec chaque figure, la rédaction se chargeant de les placer. Chaque figure doit comporter une échelle métrique. Les tableaux et graphiques, à inclure dans

le manuscrit, doivent nécessairement pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des planches en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière de ou des auteurs.

Références bibliographiques

Denison R. H. 1978. — Placodermi, *in* Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.

Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology* 1: 151-162.

Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.

Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées à l'auteur ou au premier auteur (sauf indication contraire) et devront être retournées corrigées sous huitaine. Les corrections, autres que celles imputables à la rédaction ou à l'imprimeur, seront à la charge des auteurs. Le(s) auteur(s) recevront gracieusement vingt-cinq tirés à part, les tirés à part supplémentaires seront à commander sur un formulaire joint aux épreuves.

Soumettre un article pour publication dans *Geodiversitas* suppose que celui-ci ou tout article proche dans la même langue ou une autre langue, n'ait pas été soumis dans une autre revue, même dans l'attente de son acceptation. Les droits de reproduction de l'article, y compris des illustrations, sont réservés à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable adressée à la rédaction.

Scope of the Journal

Geodiversitas publishes papers which concern varied aspects of Earth Sciences and particularly history of sedimentary basins, palaeobiodiversity and paleoenvironment. A complete issue of *Geodiversitas* may be devoted to several papers on a single topic under the responsability of guest editor(s). Papers with a systematic content should follow the *International Code of Zoological Nomenclature*. Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly with the instructions to authors, and will be sent to the Editor:

Service des Publications Scientifiques du Muséum,
Geodiversitas,
57 rue Cuvier,
F-75231 Paris cedex 05
Tel : (33) 01 40 79 34 38
Fax : (33) 01 40 79 38 58
e. mail : bulletin@mnhn.fr

Instructions to authors

Manuscripts, with illustrations, must be submitted in triplicate (one original and two copies) in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" diskette Apple Macintosh or IBM-compatible (Word, Word Perfect...) format, which will also contain tables and possibly figures (Adobe Illustrator, Photoshop; Deneba Canvas).

Format

Papers are to be written in simple and concise French or English. They should be organized as follows:

– a brief title in French and English;
– a suggested running head;
– name(s) of author(s), followed by their full professional address(es) and, if possible, Fax number and e-mail;
– abstracts (in English and French) not exceeding 800 signs each, with key words and "mots clés";
– text with italicized words for Latin (taxa of generic and specific ranks, *et al.*, ...);
– references to authors in main text should be presented, in lower case, as follows: Smith (2001), Smith (2001, 2002), (Smith 2001), (Smith 2001; Cary 2002), Smith (2001: 1), Smith (2001, fig. 2);
– references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Figs 3, 6), (Figs 3-5), (Table 1);
– keep acknowledgements short and place them at the end of the text before references; please do nor

forget the revisers;
- give captions to illustrations on a separate sheet.

Illustrations
The editorial board will pay special attention to the quality and relevance of illustration.
Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts; high contrast photographs, placed on white or black backgrounds, are required. These can be grouped into figures and identified by letters A, B, C ... Plates are not placed at the end of the article: they will be considered as figures and numbered as such. Arrange figures to fit one or two columns (70 × 190 mm or 144 × 190 mm). Associate interpretation of photograph with line drawing. No diagram or table is to exceed one page. Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure (line cut or half-tone). A scale bar is needed for each figure.

References
Denison R. H. 1978. — Placodermi, *in* Schultze H. P. (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, Volume 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 128 p.
Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology* 1: 151-162.
Schultze H. P. & Arsenault M. 1985. — The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative to tetrapods? *Paleontology* 28: 293-309.
Schultze H. P. 1977a. — The origin of the tetrapod limb within the rhipidistian fishes: 541-544, *in* Hecht M. K., Goody P. C. & Hecht B. C. (eds), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. Plenum Press, New York and London.

Proofs and reprints
Proofs will be sent to the first author for correction and must be returned within eight days by express mail. Authors will receive twenty-five offprints free of charge; further offprints can be ordered on a form supplied with the proofs.

The submission of a manuscript to *Geodiversitas* implies that the paper, or a similar one, is not being offered for publication elsewhere. Copyright of published paper, including the illustrations, becomes the property of the journal. Requests to reproduce material from *Geodiversitas* should be addressed ro the editor.

Mise en page
Noémie de la Selle
Packaging Éditorial

Achevé d'imprimer
sur les presses de l'Imprimerie Durand
28600 Luisant (France)
Dépôt légal n° 9859

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Date de distribution le 23 décembre 1997

Couverture : *Poteriocrinus* (Carbonifère, Louisiane)

geodiversitas 1997 • 19 (4)

Conception Graphique : Isabel Gautray ISSN : 1280-9659

Vente en France
Muséum national d'Histoire naturelle
Diffusion Delphine Henry
57, rue Cuvier, 75005 Paris,
France
Tél. : 33 - 01 40 79 37 00
Fax : 33 - 01 40 79 38 40
e.mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)
Universal Book Services
Dr. W. Backhuys
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tél. : 31 -71- 517 02 08
Fax : 31 -71- 517 18 56
e.mail : backhuys@euronet.nl

